Nachlaß von Prof. N. Malta
400

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. DREIUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 123. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 137 ABBILDUNGEN UND 16 KURVEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1928

1927 : 3962.

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

GÄUMANN, ERNST, Die chemische Zusammensetzung des Fichten- und Tannenholzes in den verschiedenen Jahreszeiten. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . . 344—385

GIESENHAGEN, K. (†), Asplenium viride Huds. forma daedalum. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . . 105—132

GIESSLER, ALFRED, Einfluß von Salzlösungen auf die Stärkeverarbeitung bei Drosera. Mit 8 Abbildungen und 16 Kurven im Text 133—190

GYÖRFFY, I., Aszidienbildung des Karfiolkrautes. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 317—319

HARTSEMA, JANNIE M., Beitrag zur Analyse der Wurzelbildung an Veronica beccabunga und anderen Sumpfgewächsen. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 1—20

JANSE, J. M, Die „Suchbewegungen" der Pflanzen. Mit 25 Abbildungen im Text . . . . . 219—285

LOWIG, EMIL, Beiträge zu Sterilitätsfragen unter besonderer Berücksichtigung einiger „guter Arten", wie Secale montanum Gussone und verschiedener Iris. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 62—103

SCHWARTZ, W., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Gattungen Aspergillus und Penicillium. I. Teil: Aspergillus-Arten. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 386—440

SCHWARTZ, W. und H., Beiträge zur Biologie der plagiotropen Sprosse. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 21—29

TROLL, WILHELM, Über Spathicarpa sagittifolia Schott. Mit 28 Abbildungen im Text . . . . . 286—315

TROLL, WILHELM, Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . . 321—343

WOLTERECK, ILSE, Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen . . . . . 30—61

ZANDER, ARNOLD, Über Verlauf und Entstehung der Milchröhren des Hanfes (Cannabis sativa). Mit 7 Abbildungen im Text . . . . 191—218

Eingegangene Literatur 320

Beitrag zur Analyse der Wurzelbildung an Veronica beccabunga und anderen Sumpfgewächsen.

Von **Annie M. Hartsema.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Es ist auffallend, daß an feuchten Standorten lebende krautige Pflanzen viele aus den Sprossen stammende Adventivwurzeln tragen. Diese Eigentümlichkeit hat man vielfach dem relativ hohen Wassergehalt dieser Sumpfpflanzen zuschreiben wollen (Goebel, Einl. S. 172, Schubert 1913, S. 30), bewiesen ist dieser Zusammenhang aber keineswegs. F. Wettstein (1906) meint, daß die schnelle Bewurzelung nicht ohne Bedeutung ist, weil die Hauptwurzel dieser Pflanzen meistens kurzlebig sein soll.

Mir gab die reiche Bewurzelung der Sumpfgewächse Veranlassung gerade an diesen Pflanzen den Einfluß äußerer Bedingungen zu studieren. Dabei wird es sich herausstellen, daß diese Pflanzen ihre Eigenart zum größten Teil den außerordentlich günstigen Bedingungen ihrer Standorte verdanken.

Mit der leicht erhältlichen Veronica beccabunga wurden die meisten Versuche angestellt; die Resultate wurden dann an anderen Sumpfpflanzen kontrolliert, u. a. an Myosotis palustris, Bacopa Monniera, Thelanthera philoxeroides. Myosotis palustris eignete sich wegen der abwechselnden Blattstellung und der sehr kurzen Internodien viel weniger gut zu diesen Versuchen, wenn die Internodienlänge auch durch herabgesetzte Beleuchtung bedeutend zunehmen konnte. Viel geeigneter war Bacopa, aber Veronica beccabunga blieb weitaus das beste Versuchsobjekt. Die Versuche wurden stets mit mehreren Pflanzen zu gleicher Zeit angestellt und sehr oft wiederholt. Daneben sind notwendigerweise immer mehrere Kontrollversuche gemacht worden. Später wurde auch mit anderen krautigen Pflanzen (von anderen Standorten) gearbeitet; diese verhielten sich aber im wesentlichen nicht anders.

Ich arbeitete im Instituts-Treibhaus des Münchener Botanischen Gartens von Oktober 1925 bis Oktober 1926; die Temperatur dieses Treibhauses schwankte im Winter um 18° C, war aber im Sommer bedeutend höher. Die in diesem Haus vorherrschende Wärme und Feuchtigkeit waren scheinbar der Blütenbildung nicht günstig, denn in meinen Kulturen entfalteten sich keine Blüten, weder an Veronica beccabunga noch an den anderen Versuchspflanzen. Das steht im Einklang damit, daß Wärme und relativ hohe Feuchtigkeit den vegetativen Wachstumsmodus begünstigen (s. Klebs 1903). Als Ende April draußen (am Ufer eines Grabens im Botanischen Garten) blühende Zweige von Veronica beccabunga gesammelt wurden, um als Stecklingsmaterial zu dienen, stellte sich die Blütenentfaltung dieser Stecklinge alsbald ein, um einem vegetativen Wachstum Platz zu machen. In der Bewurzelung war dem über Winter im Treibhaus vermehrten Material gegenüber kein wesentlicher Unterschied festzustellen. Die Treibhauspflanzen zeigen zwar schon bald einige auffallende Habitusänderungen: die Stengelinternodien verlängern sich und werden dabei dünner, die Blätter kleiner, weniger dickfleischig, die Blattunterseite färbt sich violett. Außerdem besteht ein Unterschied in der Zahl der austretenden Adventivwurzeln: aus den Knoten der Treibhauspflanzen kommen fast nie mehr als zwei Paar Wurzeln zum Vorschein, während die kräftigeren Freilandexemplare 3—10 Wurzeln an beiden Stengelhälften bilden können.

Es war auffallend, daß Treibhausstecklinge von Veronica beccabunga sich Ende Oktober 1925 viel schneller und besser bewurzelten als andere Stecklinge, die in einem kalten Versuchshaus weiterkultiviert worden waren. Leider war bei der Wiederholung dieser Versuche im April des nächsten Jahres dieser Unterschied nicht mehr festzustellen. Alle Treibhausstecklinge bildeten dann viel schneller Wurzeln als Pflanzen, die im Freien überwintert hatten.

I. Auftreten der Adventivwurzeln.

(Wurzelbildung an den Knoten. Ersatzwurzelbildung. Polaritätserscheinungen. Isolierte Stengelknoten als Stecklinge. Wurzelbildung aus der Schnittfläche. Bewurzelung isolierter Blätter. Disposition zur Wurzelbildung.)

Veronica beccabunga bildet bekanntlich aus den Knoten viele Adventivwurzeln. Zum Teil entstehen diese Wurzeln schon im ganz jungen Stengel: in dem drittobersten Knoten kann man meistens schon zwei Paar Adventivwurzelanlagen antreffen, die nach den Beobachtungen von Lemaire (1886, S. 176) aus Perizykelzellen entstehen. Es ist nicht ganz leicht, die ersten Teilungsstadien der Perizykelzellen zu finden; meistens sind im zweitobersten Knoten noch keine solche Teilungen vor-

handen, während der dritte Knoten schon fertige Wurzelanlagen zeigt Mehr als drei Paar Wurzelanlagen fand ich nie, so daß ich annehme, daß die meisten der an den unteren Knoten von Freilandexemplaren austretenden Wurzeln erst später gebildet werden.

Wenn die erstgebildeten Knotenwurzeln weggeschnitten wurden, so entwickelten sich aus deren Stummeln Seitenwurzeln und außerdem traten dann und wann eine oder zwei neue Wurzeln auf.

Ältere Stecklinge tragen meistens an den unteren Knoten viele makroskopisch sichtbare Wurzelanlagen; an feuchten Standorten sind diese fast alle ausgewachsen. Deshalb konnten nur kurze Sproßspitzen als Stecklinge verwendet werden, wenn keine Trockenexemplare zu finden waren. Die Stecklinge wurden dann in feuchter Erde oder in feuchtem Sand unter einer Glasglocke ausgepflanzt, wo sie nach einigen Tagen schon die ersten Adventivwurzeln entwickelten.

Fig. 1. Invers ausgepflanzter Steckling von Veronica beccabunga; aus beiden Knoten und aus der basalen Schnittfläche treten Adventivwurzeln hervor.

Dabei zeigte sich eine Polarität: die Wurzeln traten nur aus den untersten Knoten aus. Wurde der Stengel aber in 2—3 Stecklinge geteilt, so bewurzelten sich auch die jüngeren Knoten, aber immer nur der unterste jedes Stecklinges. Daß diese Polaritätserscheinung wohl durch Feuchtigkeitsunterschiede ausgelöst wird, geht schon daraus hervor, daß sich in Wasser fast alle Knoten eines Stecklinges bewurzelten. Auch in sehr feuchter Luft kamen aus allen ausgewachsenen Knoten Adventivwurzeln zum Vorschein, sogar auch dann, wenn bewurzelte Stecklinge zu solchen Versuchen verwendet worden waren. Zwar kam es ausnahmsweise vor, daß an oberirdischen Knoten von sehr gut bewurzelten Stecklingen in feuchter Luft keine Adventivwurzeln auftraten, aber meistens war unter diesen Bedingungen die Polarität weniger ausgesprochen.

Wenn ich kurze, zwei Knoten umfassende Stengelteile als Stecklinge verwendete, so bewurzelte sich meistens nur der untere von diesen

beiden Knoten. Wurden solche Stecklinge aber umgekehrt (invers) eingepflanzt, so traten an beiden Knoten Wurzeln aus (s. Fig. 1).

Nur die allerobersten, jüngsten Knoten können sich nicht bewurzeln, sehr wahrscheinlich weil noch keine Wurzelanlagen vorhanden sind (siehe auch die anatomischen Beobachtungen auf S. 2).

Auch bezüglich der Seitensproßentwicklung zeigt unsere Pflanze eine Polarität: die unteren Achselsprossen sind im allgemeinen die längeren. Wenn ich aber die Endknospe wegschnitt, trat ein verstärktes Längenwachstum der beiden oberen Achselsprossen auf, was wohl als

Fig. 2. Steckling von Veronica beccabunga mit Wurzelbildung an der Schnittfläche.

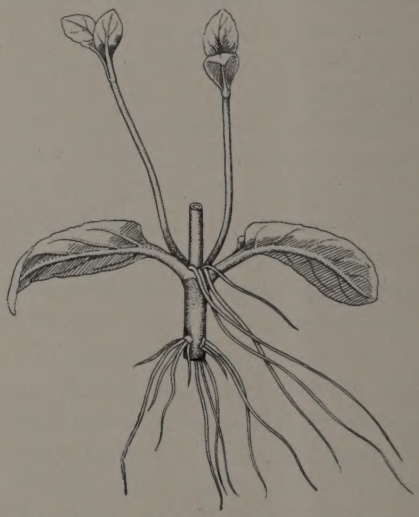


Fig. 3. Steckling von Veronica beccabunga mit Wurzelbildung am Knoten und an der Schnittfläche.

Ersatzbildung aufzufassen ist. Wenn man die Polarität als eine auf inneren Ursachen zurückzuführende Eigenschaft der Pflanzen auffassen will, wie sich Vöchting (1878) vorstellte, so müßte man annehmen, daß bei Veronica beccabunga die Polarität nicht auftreten kann, oder verdeckt wird, wenn sehr große Feuchtigkeit vorhanden ist. Dafür sprechen auch Versuche, wobei sich nur die Knoten bewurzelten, welche mit feuchter Baumwolle oder feuchtem Sphagnum umwickelt worden waren.

Eine andere Polaritätserscheinung trat an isolierten Knoten auf. Um Feuchtigkeitsunterschiede ausschalten zu können, wurden nämlich später als Stecklinge der Veronica beccabunga kurze, nur ein Blattpaar tragende Stengelteile genommen. Diese bewurzelten sich sehr regelmäßig, nur die obersten Knoten, die noch keine fertigen Wurzel-

anlagen hatten, brauchten mehr Zeit dazu. Dabei traten sehr oft aus den Schnittflächen dieser jüngeren Stengelteile Adventivwurzeln hervor, meistens noch vor den Knotenwurzeln (Fig. 2). Aber auch an etwas älteren Stengelteilen bildeten sich solche Wurzeln aus der Schnittfläche, nachdem sich hier die Wurzelanlagen in den Knoten schon früher entwickelt hatten (Fig. 3). Daß diese Erscheinung sich nicht auf die Veronica beccabunga beschränkt, ging aus einigen Versuchen mit Myosotis palustris hervor, wobei sich zuerst die schon vorhandenen Anlagen zu Wurzeln entwickelten, später aber noch etwa 10 Wurzeln aus der Schnittfläche hinzukamen. Auch an anderen Pflanzen konnten derartige Schnittflächenwurzeln beobachtet werden, unter anderen an Bacopa Moniera, Impatiens Mariannae, Impatiens Holstei, Telanthera philoxeroides, Coleus hybridus, Coleus arabicus, Callisia insignis, Fittonia argyroneura, Ajuga reptans, Tropaeolum majus.

Diese Schnittflächenwurzeln traten bei Veronica beccabunga nur in feuchter Erde oder feuchtem Sand auf, und zwar nach 9 bis 17 Tagen (Tabelle 1).

Tabelle 1. Versuch 23. III. 26.

Knoten	Zahl d. Wurzeln nach 6 Tagen		Zahl d. Wurzeln nach 17 Tagen	
	a. d. Knoten	a. d. Schnittfläche	a. d. Knoten	a. d. Schnittfläche
I.	1	0	1	7
II.	2+1	0	2+1	0
III.	2+1	0	2+1	1
IV.	2+2	0	2+2	0
V.	2+2	0	2+2	1
VI.	1+2	0	3+3	0

In obenstehender Tabelle ist der obere Knoten als I. bezeichnet.

Bei diesen Versuchen zeigte sich der Einfluß von der Herkunft des verwendeten Materials auf die Zahl der Wurzeln, wie z. B. in Tabelle 2. Die Zahl der aus der Schnittfläche hervortretenden Wurzeln wechselt ziemlich stark, beträgt oft 10 und noch mehr.

Tabelle 2. Versuch 26. IV. 26. Resultat nach 19 Tagen.

Knoten	Zahl der Wurzeln		Zahl der Wurzeln	
	a. d. Knoten	a. d. Schnittfläche	a. d. Knoten	a. d. Schnittfläche
I.	0	5	0	14
II.	0	6	0	13
III.	2+2	2	6+1	12
IV.	2+2	0	6+5	3
V.	2+3	0		
	Die Pflanze war im Treibhaus kultiviert worden		Die Pflanze stammte aus dem Wasserkasten	

Anfangs glaubte ich, daß aus der Schnittfläche nur dann Wurzeln zum Vorschein kamen, wenn die Wurzelbildung an den Knoten verhindert worden war, wie es z. B. bei den obersten Knoten der Fall ist. Ich suchte darum festzustellen, ob vielleicht durch Eingipsen oder durch Wegschneiden der Knotenwurzelanlagen die Bildung der Schnittflächenwurzeln hervorzurufen sei. Die Entwicklung der Knotenwurzeln ließ sich aber durch Eingipsen nicht ganz verhindern. Vorher waren aus der Schnittfläche schon Wurzeln zum Vorschein gekommen; schließlich, nach etwa 20 Tagen, war dann den Kontrollpflanzen gegenüber kein Unterschied mehr festzustellen. Tabelle 3 liefert ein relativ gutes Beispiel; vergleicht man die beiden Kontrollexemplare 1 und 4 untereinander, so wird schon deutlich, daß das Material sich nicht gleichmäßig bewurzelt, auch nicht, wenn gleich behandelte Stecklinge verwendet werden, wie es natürlich in diesem Versuch der Fall war.

Tabelle 3. Versuch 19. XI. 25 1—4; 2 u. 3 mit eingegipsten Knoten

No.	Kn.	Zahl der Wurzeln nach 9 Tagen		Zahl der Wurzeln nach 13 Tagen		Zahl der Wurzeln nach 20 Tagen	
		a. Kn.	a. Schn.	a. Kn.	a. Schn.	a. Kn.	a. Schn.
1.	I.	—	2	—	6	2+1	6
	II.	—	—	—	8	—	8
	III.	1	—	1+1	5	1+1	5
	IV.	—	—	—	3	—	3
	V.	1+2	—	1+2	—	1+2	—
2.	I.	2+2	4	2+2	5	2+2	5
	II.	—	4	—	5	2+1	5
	III.	—	—	—	4	4+3	4
	IV.	—	—	—	3	—	5
3.	I.	1	—	2+1	9	2+1	9
	II.	—	1	—	9	—	9
	III.	1	5	1	11	1	11
	IV.	—	—	1	6	1	6
4.	I.	—	—	1	5	2+2	5
	II.	2+2	—	2+3	—	2+3	4
	III.	2+2	—	2+2	1	2+2	3
	IV.	2+2	—	2+2	1	2+2	1
	V.	2+1	—	2+1	—	2+1	—

Die an der Schnittfläche auftretenden Wurzeln können regelmäßig erhalten werden, wenn junge Stengelteile in feuchte Erde ausgepflanzt werden, sie entstehen aber nur an der basalen Schnittfläche. Wenn die Stecklinge invers ausgepflanzt werden, so entstehen ausnahmsweise an der jetzt nach oben gekehrten basalen Schnittfläche einige Wurzeln, aber keine an der anderen Seite (Fig. 1). In einem Fall, wo aus zwei

Knoten bestehende Stecklinge ausgepflanzt wurden, traten sogar aus der basalen Schnittfläche Wurzeln hervor. Diese Erscheinung ist wohl allem Anscheine nach polar festgelegt.

Im allgemeinen scheint somit der Stengel von Veronica beccabunga sehr regenerationsfähig zu sein; nicht nur aus den Knoten, sondern aus allen Schnittflächen können Adventivwurzeln entstehen. Auch isolierte Blätter können sich bewurzeln. Mehr als die Hälfte der mit oder ohne Blattstiel ausgelegten Blätter hatte nach etwa 14 Tagen 1—7 Wurzeln aus der Schnittfläche gebildet. Auch wenn die assimilierenden Blattflächen durch Einschneiden der Mittelrippe oder durch Wegschneiden der Blattspitze bis auf die Hälfte verkleinert wurden, entstanden noch solche Adventivwurzeln.

Nach meiner Meinung kommt somit den Stengelknoten dieser Pflanze keine besondere Disposition zur Wurzelbildung zu, wie vielfach angenommen wird (Goebel, Einl. S. 226). Man hat sogar die Disposition zu erklären gesucht, indem man annahm, daß eine relative Anhäufung von Baumaterialien infolge des abweichenden Verlaufes der Leitbündel eintreten müßte. Inwiefern diese Stauung nachweisbar ist, darüber liegen bisher keine Erfahrungen vor. Für Veronica beccabunga läßt sich eine einfachere Erklärung in den vorhandenen Wurzelanlagen der Knoten finden.

Die an der Schnittfläche auftretenden Wurzeln müssen dagegen neugebildet werden, treten daher erst später aus. Bei dieser Neubildung muß man wohl eine ähnliche Wundreizleitung annehmen, als ich für die Wurzelbildung an Blättern von Begonia Rex (1926) feststellen konnte.

II. Einfluß der Schwerkraft.

(Sprosse horizontal in feuchter Luft. Isolierte Stengelknoten horizontal ausgepflanzt. Ausschaltung der einseitigen Feuchtigkeit. Kurze Einwirkungszeit der Schwerkraft. Sprosse horizontal in Wasser. Gespaltene Stengelknoten horizontal.)

An feuchten Stellen im Freien findet man oft plagiotrope Seitensprosse von Veronica beccabunga, die sich an den nach der Erde gekehrten Seiten der Knoten bewurzelt haben. Diese Erscheinung wird auch in der Literatur erwähnt, zwar von anderen Pflanzen (Goebel, Einl. S. 224; Lundegårdh, 1913). Ich versuchte festzustellen, ob die Schwerkraft bei dieser einseitigen Bewurzelung eine Rolle spiele. Dazu brachte ich einige nicht bewurzelte Sprosse in horizontaler Lage in einer mit feuchtem Fließpapier ausgekleideten Glasschale. Die Sprosse wurden mit Raffiabast an einem aus Holzstäbchen hergestellten Gitter befestigt, so daß sie nicht mit dem Fließpapier in Berührung kamen. Dabei zeigte sich ein deutlicher Einfluß der Schwerkraft: es bewurzelten sich entweder nur die nach unten gekehrten Knotenteile oder aber es traten

an dieser Seite mehr Wurzeln aus als an der Oberseite, wie auch aus der als Beispiel dienenden Tabelle 4 hervorgeht. Wenn sich an beiden Seiten Wurzeln gebildet hatten, so waren doch die der Unterseite bedeutend länger und stärker. Weil die Blattpaare alternieren, findet man (wenn keine Drehung auftritt) abwechselnd Knoten mit seitlich austretenden und solche mit unterseits austretenden Wurzeln.

Tabelle 4. Versuch 5. II. 26. Resultat nach 12 Tagen.

Knoten	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Zahl d. Wurzeln	**3**	**2**	2+1	**2**+1	2	**2**	**1**	3+2	2 - **1**

Die fetten Ziffern bedeuten die Zahl der Wurzeln an der Unterseite.

In einem anderen derartigen Versuch wurde von unten beleuchtet (mit einem unter 45° aufgestellten Spiegel); jetzt war die Unterseite in der Wurzelbildung weniger deutlich bevorzugt.

Die meisten Versuche wurden aber mit isolierten Stengelknoten gemacht, die anfangs horizontal auf feuchte Erde unter einer Glasglocke ausgelegt wurden und daher in sehr feuchter Luft waren. Dabei traten ebenso wie in den vorher mit intakten Stengeln beschriebenen Versuchen, die meisten Wurzeln an der Unterseite aus. Weil es aber nicht ausgeschlossen schien, daß die einseitige Berührung mit der feuchten Erde diese Resultate zum Teil beeinflußt hatte, versuchte ich es mit einer anderen Aufstellung. Ich benutzte rechteckige Tonkästchen, die, nachdem sie vollgepflanzt waren, auf ihre schmale Seite gestellt wurden, so daß sich jetzt die Stengelknoten in horizontaler Lage befanden. Auch benutzte ich wie gewöhnlich runde Tonschalen und baute in der Mitte einen Erdwall mit geraden Seitenwänden auf, der zur Befestigung der horizontal gestellten Stengelknoten diente. In allen Fällen wurden Glasglocken zur Erhöhung der Feuchtigkeit übergestülpt. Sowohl die aus den Knoten als die aus der Schnittfläche hervortretenden Wurzeln entstanden vorzugsweise an der Unterseite, wie aus den nachfolgenden Tabellen 5 A und B hervorgeht, sowie aus der Fig. 4.

Tabelle 5. A. Versuch 6. IV. 26. Resultat nach 11 Tagen.
B. „ 20. IV. 26. „ „ 14 „

	Knoten	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
A.	Z. d. W. a. Kn.	—	**2**	**3**	**2**	1–**2**	—	**2**	1 - **3**
	„ „ „ „ Schn.	**5**	—	—	—	—	—	—	—
B.	„ „ „ „ Kn.	—	5	**5**	4+**8**	2+**9**	4+**6**	6+**8**	
	„ „ „ „ Schn.	7	**12**	3	**4**	**2**	3	—	

Die fetten Ziffern bedeuten die Zahl der Wurzeln an der Unterseite.

Schließlich soll aus vielen ähnlichen Versuchen noch ein Beispiel angeführt werden, das den Unterschied zwischen Horizontal- und Vertikalstellung deutlich zeigt. An den vertikal gestellten Stengelknoten entwickeln sich die Wurzeln ringsherum aus der Schnittfläche und nicht ausgesprochen einseitig wie im anderen Versuch.

Tabelle 6. Versuch 15. V. 26. Resultat nach 27 Tagen.

Knoten	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Horizontal							
Z. d. W. a. Kn.	—	1+**1**	2+**2**	3+3	**6**+2	**5**+2	2+2
„ „ „ „ Schn.	7	**5**	**2**	—	—	—	—
Vertikal							
Z. d. W. a. Kn.	—	—	—	—	1+1	2+2	2+1
„ „ „ „ Schn.	8	6	4	5	—	—	—

Die fetten Ziffern bedeuten die Zahl der Wurzeln an der Unterseite.

Wenn ich die Stengelknoten derart horizontal befestigte, daß eins der beiden Blätter unten war und nicht beide seitlich wie gewöhnlich, so entwickelten sich an beiden Seiten gleich viel Knotenwurzeln. Dieselbe Erscheinung trat bei horizontal befestigten Stengeln auf, wie z. B. in Tabelle 4 und 6, weil die Blattpaare alternierend am Stengel stehen.

Zum Teil wurden zu diesen Versuchen plagiotrope Stengel verwendet, wobei festgestellt werden konnte, daß die ursprüngliche Unterseite sich in eine Oberseite verwandeln ließ. Auch wenn die Teile eines derartigen Sprosses vertikal ausgepflanzt wurden, war nach einiger Zeit keine einseitige Wurzelbildung mehr zu beobachten.

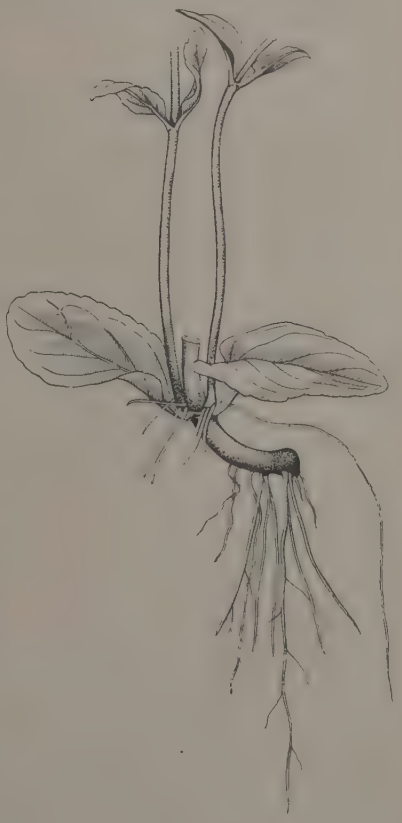


Fig. 4. Horizontal ausgepflanzter Steckling von Veronica beccabunga; die Wurzeln treten an der Unterseite hervor.

Weiter habe ich einige Versuche angestellt, um feststellen zu können, wie lange die Schwerkraft einwirken muß, damit eine deutliche Bevorzugung der nach unten gekehrten Seite auftritt. Einmal wurden nach 5 Tagen, als noch keine Wurzeln ausgetreten waren, die horizontalen Stengelknoten nachträglich vertikal ausgepflanzt. Nach 18 Tagen war dann der Schwerkrafteinfluß noch in der üblichen Weise bemerkbar. In einem anderen Versuch brachte ich je nach 2, 3 und 4 Tagen einen Teil der Stecklinge aus der horizontalen in die vertikale Lage. Nach 7 Tagen hatten sich an allen Knoten die stärksten Wurzeln an der vorher nach unten gekehrten Seite entwickelt. Als die Stecklinge dann aber in der vertikalen Lage blieben, war nach einiger Zeit (20 Tagen nach Anfang des Versuches) keine einseitige Wurzelentwicklung mehr zu konstatieren, was also mit den vorher mitgeteilten Erfahrungen an plagiotropen Stengeln übereinstimmt. Dieser Rückgang war dadurch entstanden, daß an allen Seiten viele Adventivwurzeln hinzugekommen waren, die sich anscheinend bei einseitiger Schwerkraftwirkung nicht entwickeln konnten.

Eine andere Methode, die einseitige Feuchtigkeitswirkung bei diesen Versuchen auszuschalten, wäre, die Stengelteile in Wasser horizontal zu befestigen. Diese Versuchsanordnung wurde nur für längere Sprosse angewendet. Im nächsten Kapitel soll die Wurzelbildung in Wasser und in feuchter Luft verglichen werden. Hier sei nur erwähnt, daß in Wasser sehr viele und kräftige Wurzeln entstehen. Bei horizontaler Befestigung hatten sich nach 5 Tagen an der Unterseite mehr Wurzeln gebildet als an der anderen Seite. Im Kontrollversuch war die Wurzelbildung (etwa 10—15 Wurzeln an jedem Knoten) aber auch an vertikalen Sprossen ungleichmäßig über beide Knotenseiten verteilt. In einem anderen Versuch trat bei entblätterten Sprossen eine Bevorzugung der Unterseite auf, die an beblätterten horizontalen Stengeln nicht zu beobachten war. Vielleicht könnte man diesen Unterschied der stark herabgesetzten Assimilation zuschreiben, denn in einem anderen Falle, wo die Glasschale nur von unten her eine sicher bedeutend verminderte Lichtmenge erhielt, war ein ähnlicher Unterschied festzustellen.

Im allgemeinen scheint aber die Wurzelbildung im Wasser eine so reichliche zu sein, daß von der Schwerkraftwirkung nicht mehr viel übrig bleibt. Dadurch läßt sich auch erklären, daß die an plagiotropen Sprossen auftretende Förderung der Unterseite im Wasser verschwand, auch wenn die ursprüngliche horizontale Lage beibehalten blieb.

Es wurden noch einige Versuche angestellt mit längsgespalteten Stengelknoten, wobei obere und untere Hälften nebeneinander horizontal

ausgepflanzt wurden. Beide Hälften bewurzelten sich fast gleich gut, zusammen bildeten sie manchmal viel mehr Wurzeln als die ungespalteten Kontrollstecklinge (Verhältnis 10:7), was man vielleicht der Verwundung zuschreiben muß. Jedenfalls war keine Bevorzugung der unteren Hälfte festzustellen, aber die beiden Hälften zeigten sehr auffallende Unterschiede, sowohl in der Wachstumsrichtung als in der Austrittsstelle der Wurzeln. An den oberen Hälften traten viele Wurzeln aus der Längsschnittfläche hervor.

III. Einfluß der Feuchtigkeit.

(Bewurzelung im Wasser und in feuchter Luft. Hemmung der Wurzelbildung durch Zuckerlösung. Einseitige Wasserzufuhr. Zusammenwirkung mit der Schwerkraft. Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit. Plagiotropismus.)

Bekanntlich ist die Feuchtigkeit eine unentbehrliche Bedingung für die Wurzelbildung. Ich versuchte nun zu ermitteln, wie groß dieser Einfluß ist und wie weit man die Feuchtigkeit herabsetzen kann, ohne die Wurzelbildung zu hemmen.

Allererst wurden Parallelversuche mit Wasser und wasserdampfgesättigter Luft an Veronica beccabunga gemacht. Zum Teil dienten diese Versuche zu gleicher Zeit, um den Einfluß der Schwerkraft, der teilweisen Entblätterung usw. zu zeigen. In allen Fällen war die Wurzelbildung im Wasser viel stärker und regelmäßiger, und es beteiligten sich fast sämtliche Knoten daran. Auch wenn ich statt Wasser eine Zuckerlösung benutzte, war die Gesamtzahl der austretenden Wurzeln größer als in feuchter Luft, wie aus nachstehender Tabelle 7 abzulesen ist. Nur wenn eine hochkonzentrierte Zuckerlösung verwendet wurde (15%), trat fast keine Wurzelbildung ein[1]). Die eingeklammerten Zahlen geben die Zahl der an der Wurzelbildung beteiligten Knoten an.

Tabelle 7. Versuch 20. VII. 26. Zahl der Wurzeln nach 6 Tagen.

feuchte Luft	Wasser	Zuckerl. 5%	Zuckerl. 10%	Zuckerl. 15%
14 (2)	24 (2)	31 (2)	39 (2)	1 (1)
6 (3)	35 (3)	48 (3)	7 (2)	0
7 (2)	49 (4)	40 (3)	19 (3)	0
2 (1)				

Als dieser Versuch wiederholt werden sollte, war nach 10 Tagen von dem anfangs (nach 5 Tagen) konstatierten Unterschied nicht mehr viel übrig. Weil die Zuckerlösungen während dieser Zeit nicht erneuert worden waren, schien es mir sehr gut möglich, daß infolge Bakterien-

1) Einen ähnlichen Erfolg beschreibt Nordhausen (1907, S. 591) für die Seitenwurzelbildung in hochkonzentrierten Zuckerlösungen.

wirkung (die Flüssigkeit war trübe) der ursprünglich bedeutende Unterschied im osmotischen Wert der Lösungen verschwunden war. Ein neuer Versuch, wobei Thymol zugefügt war, bestätigte diese Hypothese: in den Zuckerlösungen, hauptsächlich in den 10- und 15%igen Lösungen, waren nach 8 Tagen bedeutend weniger und kürzer gebliebene Wurzeln.

Der Einfluß der Feuchtigkeit zeigte sich auch, wenn einige Knoten in sehr feuchter Baumwolle oder in Sphagnum eingewickelt wurden, indem sich nur an diesen Stellen erhöhter Feuchtigkeit Wurzeln entwickelten. In dieser Weise kann man fast jeden Knoten zur Wurzelbildung veranlassen, nur nicht die allerobersten, die bekanntlich noch keine Wurzelanlagen besitzen.

Nordhausen (1907, S. 616) beschreibt Versuche, wobei infolge einseitiger Wasserzufuhr nur an dieser Seite der Hauptwurzel Seitenwurzeln gebildet werden. Ich versuchte die von ihm benutzte Methode auch für Veronica beccabunga anzuwenden, indem ich die Sprosse auf einem schmalen Glasstreifen befestigte, der mit 4—6 Schichten nassem Filtrierpapier nur der damit in Berührung kommenden Seite Wasser zuführen sollte. Der Unterschied zwischen befeuchteter und trockener Seite war leider nicht sehr auffallend, nur an einigen Knoten waren an der feuchten Seite mehr und längere Wurzeln ausgetreten. Die Gesamtzahl der gebildeten Wurzeln war an beiden Seiten fast gleich (59 und 67 Wurzeln waren an 12 Knoten ausgetreten, die letzteren an den befeuchteten Seiten). In einem anderen Versuch war der Unterschied bedeutender, denn nach 14 Tagen waren an den befeuchteten Seiten 56, an den anderen Seiten nur 34 Wurzeln (an 13 Knoten) zum Vorschein gekommen. Daß die Wurzelbildung an der trockeneren Seite nicht ganz unterbleiben kann, ist deutlich, weil die Luft an dieser Seite fast noch mit Wasserdampf gesättigt sein muß.

In anderen Versuchen wurden die an derartigen Glasstreifen befestigten Veronica-Sprosse horizontal hingelegt, und zwar so, daß die Schwerkraft entweder mit oder entgegengesetzt an der einseitigen Feuchtigkeit wirkte. Im ersten Falle war die Wurzelbildung an der Unterseite stark gefördert: an 17 Knoten entstanden 84 Wurzeln gegenüber 35 an der anderen Seite, also mehr als doppelt so viel! Als Schwerkraft und Feuchtigkeit aber in Konkurrenz traten, war die Schwerkraft „mächtiger", denn es wurden an 15 Knoten 71 Wurzeln an der Unterseite, 52 an der anderen befeuchteten Seite gebildet.

Immerhin schien die Feuchtigkeit auch an den sogenannten trockenen Seiten noch so bedeutend gewesen zu sein, daß die Wurzelbildung nicht ganz verhindert werden konnte. Aus anderen Versuchen geht aber

hervor, daß oft schon eine ganz geringe Herabsetzung der Feuchtigkeit genügt, um die Wurzelbildung zu hemmen. Die ersten Versuche wurden mit Veronica beccabunga angestellt[1]). In kleinen 200 ccm fassenden Glaszylindern mit eingeschliffenen Glasdeckeln wurden je zwei Sproßspitzen von dieser Pflanze aufgehängt. Jeder Zylinder erhielt 40 ccm Wasser oder verdünnte Kochsalzlösung. Als im ersten Versuch eine Welkung eintrat, brachte ich später immer in jeden Zylinder noch zwei in die Flüssigkeit eintauchende Filtrierpapierstreifen und suchte die Transpiration der Zweige weiter zu vermindern durch Herabsetzung der Lichtintensität. Infolge des im Wasser gelösten Salzes wird die Wasserdampfspannung der über der Lösung befindlichen kleinen Luftmenge herabgesetzt, worauf sich das Ausbleiben der Wurzelbildung zurückführen läßt. Aus Tabelle 8 sieht man, daß schon mit geringen Salzkonzentrationen ein bedeutender Unterschied in der Bewurzelung erreicht werden konnte. Nach den Angaben von Landolt-Börnstein wird bei Verwendung einer 5%igen NaCl-Lösung die Dampfspannung von 16,38 auf 15,8 mm Quecksilber herabgesetzt (bei 18,9° C).

Tabelle 8.

Salzlösung in %	5	4.5	4	3,5	3	2,5	2	1,5	1	0,5	0
Versuch 1. III. 26	—		—		—		+		+	+	+
„ 10. III. 26	—		—	+	+	+	+	+	+	+	+
„ 15. III. 26	—		—		—	—	+		+	+	+
„ 19. III. 26	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+

+ Wurzelbildung, — keine Wurzelbildung.

Nur die in der 1- und 0,5%igen NaCl-Lösung auftretenden Wurzeln waren mit den in wasserdampfgesättigter Luft gebildeten zu vergleichen, in allen anderen Lösungen traten nur vereinzelte kurze Wurzeln auf. In anderen Versuchen traten auch in der 5%igen NaCl-Lösung einige Wurzeln auf, während manchmal nur in Wasser und in der 0,5%igen Lösung spärliche Bewurzelung eintrat. Daß die Wurzelbildung durch Anwendung der 5- und 10%igen Kochsalzlösungen nur vorübergehend gehemmt wird, konnte ich dadurch beweisen, daß die benutzten Sprosse, nachdem sie 11 Tage in dieser relativ trockenen Luft verweilt hatten, sich in Wasser innerhalb 2 Tagen reichlich bewurzelten.

Andere Pflanzen, die in derselben Weise in diesen Zylindern aufgehängt wurden, reagierten anders auf die relativ trockene Luft. Callisia insignis z. B. bildete über einer 4%igen NaCl-Lösung fast ebensoviele Wurzeln als in dampfgesättigter Luft. Dagegen trat bei Coleus-Steck-

1) Die Methodik stammt von Frau Hanna Schwartz, wurde beschrieben in Flora Bd. 122, 1927, S. 81.

lingen nur über einer 2%igen Lösung spärliche Wurzelbildung ein, während bei der nächst höheren Konzentration nur noch Wurzelanlagen sichtbar wurden.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß es mir nicht gelang, in einem kleinen Raum die Luftfeuchtigkeit einseitig zu vergrößern. Ich suchte dieses zu erreichen, indem ich in einem etwa 5 cm weiten Glaszylinder einen Filtrierpapierstreifen befestigte, der mit einem Ende in Wasser eintauchte; die in solche Zylinder gebrachten Sprosse von Veronica bewurzelten sich regelmäßig allseitig.

Meistens habe ich meine Stecklinge in feuchte Erde ausgepflanzt. Daneben wurde zum Vergleich auch feuchter Sand, Sägemehl und Torfmoos verwendet, die sich fast ebensogut bewährten, nur traten im Sand viel weniger Wurzeln auf. Dieser Erfolg wird sicher mit der Wasserkapazität der erwähnten Böden zusammenhängen.

Bei der Besprechung des Schwerkrafteinflusses wurde schon der im Freien an Seitensprossen von Veronica beccabunga auftretende Plagiotropismus erwähnt. Die plagiotropen Sprosse bilden hauptsächlich an der nach der Erde gekehrten Seite Wurzeln, was zum Teil auch der ungleichen Feuchtigkeitsverteilung zugeschrieben werden muß. Auch meine im Treibhaus kultivierten Stecklinge zeigten bald plagiotropen Bau, die Spitzen bogen sich hinunter und bewurzelten sich nicht selten, sobald sie die Erde eines benachbarten Topfes erreicht hatten. Um dieses Übel zu verhindern, habe ich meine Pflänzchen regelmäßig an vertikalen Holzstäbchen aufgebunden, die Sproßspitzen versuchten aber jedesmal wieder eine horizontale Lage einzunehmen. Wenn ich aber derartig angebundene Stecklinge unter eine mit feuchtem Fließpapier ausgekleidete Glasglocke stellte, so blieb das orthotrope Wachstum beibehalten, und wenn schon deutlicher Plagiotropismus der Haupt- und Seitensprosse aufgetreten war, so richteten die Spitzen sich wieder auf. Ich versuchte ein plagiotropes Wachstum in feuchter Luft zu induzieren, indem ich die Sproßspitzen an horizontalen Holzstäbchen befestigte: die neugebildeten Internodien richteten sich aber immer wieder auf. Dann wurden noch einige Versuche angestellt mit sehr trockener Luft (unter der Glasglocke wurde eine Schale mit $CaCl_2$ aufgestellt, die täglich nachgefüllt worden ist). Solange die Pflanzen weiterwuchsen, trat nirgends plagiotroper Bau auf. Somit möchte ich den in der Natur auftretenden Plagiotropismus einem starken Feuchtigkeitsgefälle zuschreiben. Daneben kann auch das Licht bei dem Auftreten des plagiotropen Wachstums eine Rolle spielen, wie im nächsten Kapitel angedeutet werden soll.

IV. Licht und Dunkelheit.

(Bewurzelung abgeschnittener und bewurzelter Sprosse im Licht und im Dunkeln.)

Allgemein wird angenommen, daß die Wurzelbildung durch Dunkelheit begünstigt wird. Es ist auffallend, daß in den auf S. 13 beschriebenen Versuchen Welken der in feuchter Luft aufgehängten Sprosse und damit Hemmung der Wurzelbildung eintrat, wenn die direkte Bestrahlung nicht verhindert wurde. Nach meiner Meinung muß man diese Erscheinung dem Wasserverlust infolge zu starker Transpiration zuschreiben, wie auch Goebel vermutet (Einl. S. 179), denn im Wasser trat sie nie auf.

Es konnten sich aber abgeschnittene, aus 2—4 Knoten bestehende Sprosse von Veronica beccabunga sowohl im Licht als im Dunkeln bewurzeln. Nur wenn bewurzelte Stecklinge (in Töpfe) durch Feuchtigkeitserhöhung zur Wurzelbildung veranlaßt werden sollten, traten in 8 von 16 Versuchen im Licht keine Wurzeln auf, während solche im Licht fast immer gebildet wurden. Welchem Umstand das Ausbleiben der Wurzelbildung im Dunkeln zuzuschreiben ist, habe ich nicht näher untersucht. Vielleicht liegt die Ursache im Nährstoffmangel, denn wenn die Spitze am Licht gelassen wird, tritt die Wurzelbildung ausnahmslos wieder ein.

Unterm Dunkelsturz blieben meine Stecklinge meistens auch orthotrop. Die Internodien verlängerten sich stark, die neugebildeten Blätter blieben klein, Stengel und Blätter waren etioliert. Weder in feuchter noch in trockener Luft fand im Dunkeln eine Umbildung von orthotropen in plagiotrope Sprosse statt. Wurde aber eine plagiotrope Pflanze ins Dunkle versetzt, so verharrte sie in plagiotropem Wuchs.

Um zu prüfen, ob im Dunkeln Wurzelbildung möglich ist, wurden in feuchter Erde ausgepflanzte Stecklinge unter einen Dunkelsturz gebracht. Obgleich die Erde genügend feucht gehalten wurde, bewurzelten sich nur der untere Knoten jedes Stecklinges; als aber nach einiger Zeit der Dunkelsturz für eine Glasglocke ausgewechselt worden ist, traten auch an den oberen Knoten reichlich Wurzeln auf. Es scheint also die Wurzelbildung von Veronica beccabunga durch Verdunklung gehemmt zu werden, im Gegensatz zu der üblichen Vorstellung.

V. Einfluß der Blätter und Achselknospen.

(Gehemmte Wurzelbildung durch Entblätterung. Einfluß der entfernten Knospen sehr gering.)

Van der Lek (1925) zeigte, daß bei Ribes, Salix und Vitis die Entwicklung von Adventivwurzeln durch die Entfernung der Achselknospen stark gehemmt wird. Es schien interessant, zu untersuchen, ob

auch bei krautigen Pflanzen eine derartige Korrelation bestehe. Dazu verwendete ich wiederum Veronica beccabunga. In vorigen Kapiteln wurden schon einige Versuche mit entblätterten und entknospten Sprossen erwähnt. Hier soll über derartige Versuche zusammenfassend berichtet werden. Es war auffallend, daß teilweise entblätterte Sprosse, die nur noch einige der obersten Blattpaare behielten, auch in sehr feuchter Luft fast keine Wurzeln bildeten, weil doch alle Knoten Wurzelanlagen enthalten. An Coleus-Stecklingen beobachtete Lundegardh (1913) denselben Effekt der Entblätterung.

Auch in Wasser ließ sich der Einfluß der entfernten Blätter dadurch bemerkbar machen, daß die Gesamtzahl der gebildeten Wurzeln geringer war, wie aus nachstehender Tabelle 9 deutlich wird. Es wurden jedesmal zwei Sprosse zu diesem Versuch verwendet und die Zahl der Wurzeln nach 5 Tagen festgestellt.

Tabelle 9. Versuch 1. VII. 26. A mit, B ohne Blätter.

Knoten	I.	II.	III.	IV.	Gesamtzahl d. W.
A. Zahl der Wurzeln	11	14	15		40
	12	15	11		38
B. Zahl der Wurzeln	7	11	9	6	27 (33)
	7	6	2		15

Weil der erste Sproß von Versuch B zufälligerweise aus vier Knoten bestand, wurde die Gesamtzahl der an den drei ersten Knoten gebildeten Wurzeln angegeben. Eine Woche später fand nochmals eine Zählung der Wurzeln statt, es waren aber nur wenige hinzugekommen, so daß ich diese Zahlen hier nicht anzuführen brauche.

In einem anderen Versuch (Tabelle 10) wurden entweder Blätter und Achselknospen (— B und A) oder nur die Achselknospen (— A) entfernt; zu gleicher Zeit wurde ein Teil der Sprosse horizontal statt vertikal in Wasser gebracht und endlich ein anderer Teil verdunkelt. Es zeigte sich aber, daß immer die Gesamtzahl der nach 5 Tagen gebildeten Wurzeln durch die Entfernung der Knospen oder der Blätter und Knospen herabgesetzt wird.

Daß aber auch im Dunkeln sowohl beblätterte als entblätterte Sprosse Wurzeln bilden, beweist schon, daß die Herabsetzung der Gesamtwurzelzahl nicht nur der Assimilationstätigkeit der Blätter zugeschrieben werden kann. In diesem Zusammenhange war es auffallend, daß an isolierten Stengelknoten, die in feuchte Erde gesteckt werden, kein derartiger Einfluß der entfernten Achselsprosse bemerkbar ist, ja sogar scheint manchmal die Wurzelbildung hierdurch begünstigt.

Tabelle 10. Versuch 4. X. 26. Zahl der Wurzeln nach 5 Tagen.

Knoten	I.	II.	III.	Gesamtzahl
Vertikal i. Wasser	17	15	4	36
id. — B u. A	7	6	6	19
id. — A	12	11	4	27
Horizontal i. Wasser	16	16	7	39
id. — B u. A	5	9	8	22
id. — A	12	10	12	34
Dunkel				
Vertikal i. Wasser	14	5	7	26
id. — B u. A	5	5	1	11
id. — A	14	10	5	29

Um so deutlicher macht sich die Entfernung eines der beiden Blätter an solchen isolierten Stengelknoten bemerkbar. Diese Versuche wurden sehr oft und zu allen Jahreszeiten an sehr verschiedenem Material wiederholt, im Winter hauptsächlich mit im Treibhaus kultivierten Pflanzen, im Frühling und im Sommer auch mit Freilandexem-

Fig. 5. Steckling von Veronica beccabunga, der nur ein Blatt trägt; die Wurzeln sind neben und unter diesem Blatt ausgetreten.

Fig. 6. Ein derartiger Steckling, wo nur unter dem Blatt Schnittflächenwurzeln ausgetreten sind.

plaren. Die beigefügten Figuren 5 und 6 sind im nächsten Sommer in Wageningen angefertigt worden, wo ich die Versuche mit gleichem Erfolg wiederholte. Meistens wurde mit dem Blatt auch die Achselknospe weggeschnitten. Die Wurzeln entstanden an der Schnittfläche aus der unter dem anwesenden Blatte gelegenen Querschnittshälfte, manchmal an beiden Seiten des Blattstieles, manchmal just unter dem Blatt-

stiel. Die Entwicklung der Knotenwurzeln wird nicht immer von der Entfernung des Blattes beeinflußt, oft entwickeln sich aber nur die gleich neben dem Blatt angelegten Wurzeln, wie in der Fig. 5 abgebildet wurde. Die jüngsten Stengelknoten zeigen fast immer die einseitige Wurzelentwicklung, wie die Fig. 6 darstellt.

Tabelle 11 soll nur als Beispiel angeführt werden; das Resultat war zwar nicht immer gleich schön, aber durchaus negativ war es nie. Kräftige, vom Freiland stammende Pflanzen reagierten immer am besten; solche sind auch für den nachstehenden Versuch verwendet worden.

Tabelle 11. Versuch 26. IV. 26. Resultat nach 19 Tagen.

Knoten	I.		II.		III.		IV.	
	a. Kn.	a. Schn	a. Kn.	a. Schn.	a. Kn.	a. Schn.	a. Kn.	a. Schn.
normal	—	6	—	10	4	4	6	—
ohne Blatt	—	**7**	—	**16**	—	**19**	3	**2**
ohne Knospen	—	10	—	9	14	—	15	—

Die fetten Ziffern bedeuten Wurzeln unterm belassenen Blatt.

Die Entfernung eines der beiden Blätter hat auch einen Einfluß auf die Entwicklung der Achselsprosse; in der Achsel des belassenen Blattes fand ich immer den stärksten Seitensproß. Mir kam es oft so vor, als ob die ungleichmäßige Entwicklung der Achselsprossen die Wurzelbildung beeinflußte, aber es gelang mir nicht, durch die Entfernung einer Achselknospe eine einseitige Wurzelentwicklung hervorzurufen. Zum Teil kann dieser Mißerfolg durch die Anwesenheit der Beiknospen verursacht sein. Sobald man die Achselknospen weggeschnitten hat, entfalten sich in jeder Achsel zwei Beiknospen an ihrer Stelle.

Dostal (1926) arbeitete mit Scrophularia nodosa, wobei er die das Wachstum des Achselsprosses regulierende Wirkung der Laubblätter feststellen konnte. Aus seinen Figuren geht ein Einfluß auf die Wurzelbildung in dem Sinne hervor, daß an Stecklingen ebenso wie bei Veronica beccabunga nur unterhalb des belassenen Blattes Wurzeln aus der Schnittfläche treten. Allerdings trat bei Scrophularia nodosa auch ein Zusammenhang zwischen Achselsproßentwicklung und Wurzelbildung auf, dem von Dostal weit größerer Wert zugeschrieben wird als dem vom Blatt ausgehenden Einfluß. Dostal meint, daß die Entwicklung des Achselsprosses die Wurzelbildung begünstigt.

Plett (1921)[1]) hat an Stecklingen von Aerva sanguinolenta und an einigen anderen Pflanzen ebenso einen Einfluß von Blatt und

1) Diese Arbeit war mir leider nur durch das ausführliche Referat bei van der Lek (1925) zugänglich.

Achselsproß auf die Wurzelbildung feststellen können. Er meint, daß die infolge der Blattassimilation besser ernährte Seite in der Entstehung und Ausbildung der Wurzeln bevorzugt ist. van der Lek (1925) hat den Einfluß der Knospe auf die Wurzelbildung zu analysieren versucht und unterscheidet dazu (S. 191):

1. eine auch von der ruhenden Knospe ausgehende Wirkung;
2. eine durch die Entwicklung der Knospe bedingte Wirkung, die auf ein im Phloem transportiertes Hormon zurückzuführen sein sollte.

Bisher ist es noch nicht möglich gewesen, weder die Nährstoffhypothese von Plett, noch die Hormontheorie von van der Lek zu beweisen. Zwar soll Plett an isolierten Stengelstücken eine basipetale Nährstoffbewegung festgestellt haben, aber dadurch wird noch nicht bewiesen, daß die Wurzelbildung durch diesen Nährstoffstrom ausgelöst wird.

VI. Einfluß der mechanischen Krümmung.

Noll (1900) zeigte bekanntlich, daß die Lage der entstehenden Seitenwurzeln durch die Krümmungsverhältnisse der Hauptwurzel beeinflußt wird. Auch Nordhausen (1907) kam zu dem Resultat, daß diese Wurzeln sich ausschließlich an der Konvexseite der gekrümmten Hauptwurzel bilden. Goebel (Einf. S. 224) beschreibt einen Versuch mit Myriophyllum proserpinacoïdes, wobei er auch bei Drehung um die horizontale Achse eines Klinostaten eine Förderung der Wurzelbildung auf der Konvexseite beobachten konnte. Daß bei diesem Versuch kein einseitiger Schwerkrafteinfluß im Spiele sein konnte, ist besonders wichtig. Lundegardh (1913) untersuchte Coleus-Stecklinge und fand auch hier eine verstärkte Wurzelbildung an dem gekrümmten Sproßteil, wobei ein „Konvexgesetz" zu herrschen schien. Es stellte sich aber heraus, daß die Schwerkraft, das Licht und die Feuchtigkeit manchmal diesen Effekt vortäuschen.

Ich verwendete zu meinen Versuchen neben Coleus hybridus noch Callisia insignis und Impatiens Mariannae. Die Sprosse wurden nach der mechanischen Krümmung festgebunden in einem feuchten Glaszylinder aufgehängt. Darauf traten meistens an der konvexen Seite Wurzeln hervor, welche nur zum Teil der einseitigen Schwerkraftwirkung zugeschrieben werden konnten; in einem Falle (Impatiens) traten sogar ohne Mitwirkung der Schwerkraft alle Wurzeln an der konvexen Seite eines gekrümmten Stengels auf. Leider ergab Veronica beccabunga bei mechanischer Krümmung kein Resultat.

Es trat aber bei diesen Pflanzen immer nur eine spärliche Bewurzelung auf, die bedeutend geringer war als an gesteckten isolierten Knoten. Deshalb schien mir die bisher angewandte Methode nicht zureichend, um das Bestehen eines „Konvexgesetzes" zu beweisen oder zu bestreiten.

Dem International Education Board, welches mir ermöglichte, in München zu arbeiten, möchte ich auch an dieser Stelle nochmals danken, ebenso Herrn Geh.-Rat Goebel für die vielen Anregungen und die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes.

Wageningen, 26. Nov. 1927.

Literatur.

Dostal, R. 1926. Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Sc. Nat. Morav., T. 3, S. 83.

Goebel, K. v. 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.

Hartsema, Annie M. 1926. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von Begonia Rex. Rec. d. Trav. bot. néerl., Vol. 23, S. 305.

Klebs, G. 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.

Landolt-Börnstein. 1923. Physikalisch-chemische Tabellen. 5. Aufl., Berlin.

Lek, H. A. A. van der. 1925. Over de wortelvorming van houtige stekken. Diss. Utrecht.

Lemaire, Ad. 1886. Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones. Ann. d. Sc. nat. (Bot.), Sér. 7, T. 3, p. 163.

Lundegårdh, H. 1913. Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von Coleus hybridus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 37, S. 509.

Noll. 1900. Über den bestimmenden Einfluß der Wurzelkrümmung auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb., S. 145.

Nordhausen, M. 1907. Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, S. 557.

Plett, W. 1921. Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien. Diss. Hamburg.

Schubert, Otto. 1913. Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen. Zeitschr. f. Bakt. usw. II. Abt., Bd. 37, S. 309.

Schwartz, Hanna. 1927. Zur Beeinflussung des Wachstums durch gasförmige und flüssige Reizstoffe. Flora, Bd. 122, S. 76.

Vöchting, H. 1878. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn.

Wettstein, F. 1906. Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 20, Abt. 2, S. 1.

Beiträge zur Biologie der plagiotropen Sprosse.

Von **W.** und **H. Schwartz.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

I. Bildung oberirdischer Rhizome bei Epilobium hirsutum und Lysimachia vulgaris.

An Stecklingen von Stachis palustris und tuberifera beobachtete Vöchting das Auftreten rhizomartiger Sprosse, wenn er die Pflanzen im Herbst, also am Ende der Vegetationsperiode, nochmals dadurch zum Weiterwachsen anregte, daß er sie ins Warmhaus brachte. Er beschreibt diese Erscheinung in einer kurzen Mitteilung in der Botanischen Zeitung (1889) und bezeichnet sie als abnorme Rhizombildung. Goebel erhielt bei vorzeitigem Treiben von Circaea an Stelle orthotroper Laubsprosse Rhizome, die in den Boden eindrangen (1908). Es scheint daher sowohl am Anfang wie am Ende der Ruheperiode eine starke Neigung zu rhizomartigem Wachstum zu bestehen. Das bestätigen auch unsere eigenen Versuche, die im folgenden mitgeteilt werden sollen. — Nach den Versuchen Dostals (1926) an Scrophularia nodosa scheint auch für die Verschiebung der Knollenbildung von der Basis zur Spitze des Sprosses die gleiche Beziehung zur Ruheperiode zu bestehen.

1. Epilobium hirsutum L.

Bei normaler Entwicklung treiben die Rhizome von Epilobium hirsutum im Herbst noch einige rosettenförmig angeordnete Blätter. Im folgenden Frühjahr wächst die Pflanze anfangs mit unbehaarten, unregelmäßig gestellten Primärblättern und gestauchten Internodien weiter. Später sind die Knoten weiter voneinander entfernt und die behaarten Folgeblätter gegenständig. Je nach Standort und Klima bilden sich im Lauf des Juni die unterirdischen Rhizome. Sie erreichen entsprechend der Größe der Mutterpflanze eine Länge von 15—50 cm. Gegen die Spitze zu verdicken sie sich. Sie verlaufen horizontal im Boden, erst fast ohne Wurzeln zu bilden. Vor der Aufkrümmung brechen dagegen Wurzeln in großer Anzahl durch; außerdem bemerkt man eine kurze Abwärtskrümmung der wachsenden Rhizomspitze. Nachdem der oberirdische Teil der Pflanze noch Blüte und Frucht hervor-

gebracht hat, stirbt er ab. Die Samen keimten im Gewächshaus gleich nach dem Ausfallen.

Ende Dezember nahmen wir die langen Rhizome von Epilobium hirsutum aus dem Boden und ließen sie im temperierten Haus bei 18—20° C austreiben. An normalen Pflanzen von E. hirsutum beginnt die Bildung unterirdischer Rhizome, wenn die Pflanzen etwa 40—50 cm hoch geworden sind. Nachdem unsere Pflanzen diese Höhe erreicht hatten, wurden die Sproßspitzen entfernt. Nach kurzer Zeit, Anfang März, trat in der Umgebung der Wundstelle Anthocyan auf, und die obersten Achselanlagen wuchsen zu Rhizomsprossen aus, deren Achsen ebenfalls rot gefärbt waren. Gleichzeitig bildeten sich an diesen Sprossen und an dem rot gefärbten Teil der Hauptachse Wurzelhöcker, die sich jedoch, wohl infolge zu geringer Luftfeuchtigkeit, nicht weiter entwickelten. Die Blätter der Rhizomsprosse waren klein, grün, nicht anliegend, sondern negativ geotrop aufgerichtet (Fig. 1). Auch bei unterirdischen Rhizomen sind übrigens die Blätter, die vor dem Aufwärtsbiegen der Rhizomspitze gebildet werden, nicht anliegend, sondern in derselben Weise wie hier aufgerichtet. Eine Zeitlang wuchsen die Rhizome horizontal oder schwach abwärts, bis sie sich schließlich nach Entwicklung gestauchter Internodien — wie sie ja auch normalerweise

Fig. 1. Vorzeitig getriebene und geköpfte Pflanzen von Epilobium hirsutum. Rhizomartiges Austreiben der obersten Achselsprosse.

beim Austreiben eines Rhizoms auftreten — wieder aufrichteten und größere Blätter bildeten.

Auffällig ist bei der abgebildeten Pflanze die aktive Abwärtskrümmung der Blätter an der Hauptachse. Dieselbe Erscheinung konnten wir auch in zwei anderen Fällen beobachten: einmal bei Pflanzen, die immer wieder ihrer unterirdischen Rhizome beraubt worden waren; ferner nach Einsetzen der Blüte bei Pflanzen, die aus Stücken eines Rhizoms stammten. Es wäre möglich, daß diese Erscheinung in Beziehung zur Anhäufung von Assimilaten steht.

Fig. 2—4. Rhizomartiges Wachstum von Spitzenstecklingen vorzeitig getriebener Pflanzen (Ep. hirsutum).

Unter anderen Bedingungen gelingt es bei E. hirsutum, auch den Hauptsproß zu rhizomartigem Wachstum umzustimmen. Aus einem ebenfalls Ende Dezember getriebenen Rhizom zogen wir Pflanzen in einer Glasschale mit Leitungswasser heran, die am 11. Januar zu Stecklingen zerschnitten wurden. Alle Stecklinge mit Ausnahme der Spitzen kümmerten oder gingen zugrunde. Nur die Spitzenstecklinge bewurzelten sich gut und ergaben Pflanzen, die bis Ende März normal aufwärts wuchsen, wenn auch mit etwas gestauchten Internodien. Nach diesem Zeitpunkt bogen sie jedoch horizontal um, die Blätter wurden kleiner, die Sproßachse rötete sich und wie bei den oben beschriebenen Pflanzen traten Wurzelhöcker auf (Fig. 2). Die unverhältnismäßig langen unterirdischen Rhizome wurden jetzt entfernt, um das oberirdische Rhizomwachstum möglichst zu fördern. Fig. 3 und 4 zeigen den weiteren Entwicklungsgang einer solchen Pflanze, bis sich die Spitze wieder aufrichtet. Das starke Abwärtsbiegen des Sprosses

in Fig. 4 ist teilweise als Lastkrümmung aufzufassen. Die ältesten Blätter sind hier in der Mehrzahl ohne erkennbare äußere Ursache schon abgestorben. Auch bei normal entwickelten Pflanzen fällt diese Erscheinung auf; eine Erklärung dafür ist schwer zu geben. Die Jugendblätter sind bei Epilobium im Gegensatz zu den Folgeblättern unbehaart; auch in der Zahl der Spaltöffnungen bestehen Unterschiede. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch Unterschiede funktioneller Natur zwischen den verschiedenen Blattformen vorhanden sind. Vielleicht geben vergleichende Messungen

Fig. 3.

des osmotischen Druckes weitere Anhaltspunkte. Behandelt man die mit stark behaarten Blättern versehenen Spitzen von ausgebildeten, blühenden Pflanzen als Stecklinge, so sind die neu auftretenden Blätter unbehaarte Primärblätter. Die älteren behaarten Blätter sterben bald ab. Auch hier scheint es der Pflanze bei dem plötzlichen Wechsel der gesamten Ernährungsverhältnisse auf die Dauer unmöglich zu sein, mit der Blattform zu arbeiten, die unter den früheren Bedingungen entstanden ist.

Die starke Beeinflußbarkeit des oberirdischen Wachstums durch Entfernen der normalen unterirdischen Rhizome zeigten auch andere

Versuche. Pflanzen, die einige Zeit später (Februar) aus einem alten Rhizom ausgetrieben waren, konnten durch Entfernen der sich entwickelnden Rhizome zur Bildung gestauchter Internodien gezwungen werden, was der Rosettenbildung bei Beginn des Austreibens entspricht. Anders wirkt dieser Eingriff bei Pflanzen, die zur normalen Zeit ihre Entwicklung angefangen haben. Die Assimilate können nach dem Abtrennen der jungen Rhizome nicht mehr abgeleitet werden und stauen sich so im oberen Teil der Pflanze. Diese Stauung regt offenbar die

Fig. 4.

Achselsprosse zum Austreiben an, ebenso dann auch die darunter befindlichen Beiknospen. Treibt eine Beisproßanlage aus, so entsteht unter dieser eine zweite. Achselsprosse wie Beisprosse wuchsen als Laubtriebe, deren Richtung nichts Charakteristisches zeigte: bald näherte sie sich mehr der Horizontalen, bald mehr der Vertikalen.

Wie Fig. 5a zeigt, kann man auch vollkommen plagiotrop wachsende Pflanzen erzielen. Man schneidet aus Rhizomen Ende Dezember Stecklinge jeweils über einem Knoten und pflanzt die Stücke so ein, daß die ruhenden Achselsproßanlagen dem Licht ausgesetzt bleiben. Von 37 solchen Stecklingen entwickelten 27 nur einen Sproß, der als plagiotroper Laubsproß wuchs. Die übrigen 10 Pflanzen trieben aus beiden Augen: 6 mit einem horizontalen Laubsproß und einem in die Erde eindringen-

den Rhizom; 4 mit zwei plagiotropen Laubsprossen. Sind zwei Knoten an einem Steckling vorhanden, so trägt der obere ein oder zwei orthotrope Laubsprosse, der untere ein oder zwei Rhizome (Fig. 5 b).

Bei allen plagiotropen Sprossen brechen an der Achse Wurzeln durch, die zum Teil auch in den Boden eindringen. Wie bereits erwähnt, kommt es auch an den zu Rhizomen umgestimmten Seiten- und Hauptsprossen zur Wurzelbildung. Diese Erscheinung verdient eine gewisse theoretische Beachtung. Bei normalen Pflanzen mehren sich bekanntlich die Wurzeln nach der Spitze des Rhizomes zu, bis diese sich schließlich aufrichtet. An der Biegungsstelle sitzt ein dicker Schopf

Fig. 5 a u. b. Vorzeitig getriebene Rhizomstecklinge. Die Anlagen der Achselsprosse waren während des Versuches dem Licht ausgesetzt.

langer Zugwurzeln. Dann verliert sich die Neigung, Wurzeln zu bilden, sehr bald. In den beiden genannten Fällen kann man vielleicht in der Wurzelbildung eine Reaktion der Pflanze auf die erzwungene Umstimmung erblicken: durch eine relative Verringerung der organischen Reservestoffe soll die Rückkehr zum orthotropen Wachstum vorbereitet werden. Die Regulation bleibt ja auch tatsächlich nicht aus, indem stets nach einiger Zeit trotz unveränderter Außenbedingungen die orthotrope Aufkrümmung erfolgt.

Übrigens könnte auch die Regulation der Tiefenlage der Rhizome mit der gesetzmäßigen Änderung der Wurzelanzahl in Zusammenhang stehen. Versuche darüber sind geplant.

Die Neigung, am Laubsproß Rhizome oder rhizomartige Sprosse zu bilden, wie sie unter den vorher geschilderten Bedingungen am Beginn der Vegetationsperiode vorhanden ist, kehrt am Ende derselben wieder, also zu einer Zeit, wo die Pflanze reichlich Assimilate angehäuft hat. Fig. 6 zeigt einen Seitensproß 1. Ordnung, dessen Spitze von Insekten zerstört worden war. Die obersten Sproßanlagen sind als Rhizome ausgewachsen. Die betreffende, sehr kräftige Pflanze stammte aus einer Stecklingsreihe, die im Dezember des vorhergehenden Jahres aus einem Rhizom angelegt worden war. Wir werden in einer späteren Mitteilung über die Ergebnisse von „Stecklingsreihen" darauf zurückkommen.

Fig. 6. Seitensproß 1. Ordnung, dessen Spitze durch Insektenfraß zerstört war; zwei Seitensprosse desselben wachsen rhizomartig aus.

2. Lysimachia vulgaris L.

Die Rhizome von Lysimachia vulgaris treiben im Gegensatz zu denen von E. hirsutum erst im Frühjahr Blätter. Nach einigen gestauchten Internodien mit Schuppenblättern, die später abfallen, werden längere gebildet, an deren Knoten 2—3 größere Blätter sitzen. Von Mitte Mai ab entwickeln sich die neuen Rhizome. Je nach dem Standort der Pflanze wachsen sie nur als kurze, gegen die Spitze stark verdickte unterirdische Sprosse oder als dünne rote 1—2 m weit über den Schlamm hinziehende Ausläufer. Zwischen beiden Formen finden sich Übergänge. Die Lichtrhizome (Ausläufer) verdicken sich an ihrer Spitze bei Verdunkelung oder erst am Schluß der Vegetationsperiode. Bei einem solchen Ausläufer war das längste Internodium 18 cm lang.

Im Freien gewachsene Pflanzen wurden Mitte Juli aus dem Boden genommen und in ein Glasgefäß mit Wasser gestellt. Unter dem Einfluß des Wassers (vgl. Schmucker 1924) wuchsen die Rhizome nicht wie sonst bei Belichtung in die Länge, sondern richteten sich auf und bildeten allmählich grüne Blätter, die allerdings bedeutend kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter blieben. Anfang September war die Sproßspitze abgestorben; mehrere Knoten am unteren Teil der Achse trugen rhizomartige Sprosse. Schnitte durch die Knoten zeigten, daß es sich hier nicht um gewöhnliche Achselanlagen, sondern um Beisprosse handelte.

Ebenso wie bei E. hirsutum war hier die Abwanderung der Reservestoffe gehemmt worden: bei E. hirsutum durch Entfernen der Rhizome, bei Lysimachia durch Licht und Wasser, wobei das Licht hemmend auf die Verdickung des Rhizomes wirkt, während das Wasser das sonst im Licht einsetzende Längenwachstum verhindert. Pflanzen, die nach Abschluß ihres Wachstums im Gewächshaus in Erde standen, hatten ebenfalls aus den Achseln Rhizome getrieben, die scharf abwärts wuchsen. Wahrscheinlich handelte es sich auch hier um Beisprosse.

Fig. 7. Einseitig gewachsene Beisprosse aus vorzeitig getriebenen Rhizomen von Lysimachia vulgaris.

Wenn man bei Lysimachia die Rhizomspitze vorzeitig antreibt, und an den jungen Pflänzchen die Hauptsproßspitze entfernt, so entwickeln sich nicht die eigentlichen Achselsprosse, sondern die Beisprosse[1]). Sie sind unter diesen Umständen als orthotrope Laubsprosse normal beblättert — jedoch mit der Einschränkung, daß sie sich in der Folge durch ein merkwürdig einseitiges Wachstum auszeichnen (Fig. 7). Die Förderung der adaxialen Seite, die beim Schnitt durch eine Beiknospe leicht festgestellt werden kann, wird nämlich beibehalten. Es werden infolgedessen nur auf dieser einen Seite normale große Laubblätter erzeugt, während die andere fast schuppenförmige

1) Bei später entspitzten Pflanzen entstehen normale Achselsprosse.

Blättchen trägt. Der Sproßgipfel ist mehr oder weniger deutlich horizontal geneigt. Leider gelang es nicht, die Sprosse über eine gewisse Höhe hinaus weiter zu kultivieren. Unterirdische Rhizome setzten das Leben der Pflanze fort und brachten nach dem Aufrichten normale Laubsprosse hervor.

Dieselben Faktoren, welche die rhizomartige Gestaltung eines Laubsprosses begünstigen, scheinen bei Lysimachia auch die Entwicklung von Beisprossen zu fördern. Es kann dafür wie bei E. hirsutum die Anhäufung von Assimilaten bestimmend sein, die erst erfolgen muß, ehe die Beiknospen austreiben. Jedenfalls lassen sich anscheinend bei L. vulgaris im Gegensatz zu E. hirsutum die Beisprosse ohne die Achselsprosse leicht zur Entwicklung anregen.

Zusammenfassung.

Oberirdische Rhizombildung kann bei getriebenen Pflanzen von Epilobium hirsutum bewirkt werden

am Anfang der Vegetationszeit:

durch Entgipfeln (Achselsproß-Rhizome; Fig. 1),

durch Stecken der Spitze (Hauptsproß-Rhizome; Fig. 2—4);

am Ende der Vegetationszeit:

durch Entspitzen eines Achselsprosses (Fig. 6).

Bei Lysimachia vulgaris wird oberirdische Rhizombildung erzielt:

durch vorzeitiges Herausnehmen aus dem Erdboden (Mitte Juli) und Weiterkultur im belichteten Wasserbehälter,

durch nochmaliges Antreiben im Gewächshaus.

Das Austreiben der Beiknospen erfolgt bei L. vulgaris vor dem normalen Beginn und nach Abschluß der Vegetationsperiode. Die vorzeitig getriebenen Beisprosse behalten ihre in der Knospenanlage angedeutete adaxiale Förderung während ihrer kurzen Lebensdauer bei.

Literatur.

Dostal, R., Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Sc. nat. Morav. 3, 1926, 83—207.

Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.

Schmucker, Th., Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen. Botan. Archiv, Bd. 4, 1923, S. 201—248.

Vöchting, H., Über eine abnorme Rhizombildung. Botan. Zeitung, Bd. 47, 1889, Sp. 501—507.

Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen.

Von **Ilse Woltereck**.

Die amphibischen Pflanzen stellen eine in vieler Beziehung hochinteressante Pflanzengruppe dar, die sich aus Vertretern der verschiedensten, systematisch weit getrennten Familien zusammensetzt. Ihnen allen gemeinsam ist die Fähigkeit, daß sie je nach den wechselnden Bedingungen ihres Standorts verschiedenartige Vegetationsorgane hervorzubringen vermögen, deren eine dem Leben auf dem Land, die anderen dem Leben im Wasser angepaßt erscheinen. Durch Versenken in Wasser läßt sich die Landform meist leicht in die Wasserform überführen. Selbstverständlich können nur die noch nicht völlig entwickelten Blätter zu Wasserblättern umgewandelt werden; die schon ausgebildeten Luftblätter gehen im Wasser später zugrunde.

Heterophyllie findet sich auch sonst vielfach, besonders bei solchen Pflanzen, die gleichfalls extremen Lebensbedingungen angepaßt sind, z. B. bei den Xerophyten. Die „Wasserformen" amphibischer Pflanzen zeigen alle Eigentümlichkeiten der ausschließlich wasserbewohnenden Gewächse: das Hautgewebe ist wenig differenziert und enthält häufig Chlorophyll, das Palisadenparenchym ist rückgebildet, ebenso das Leitungsgewebe und das mechanische System. Auch werden weniger Spaltöffnungen ausgebildet. Dagegen erfahren die Interzellularen eine bedeutende Vergrößerung.

Da die Ausbildung besonderer Wasserformen in den verschiedensten Familien wiederkehrt, so bei Farnen (Marsilia), bei Monokotylen (Alismaceen, Hydrocharideen, Aponogetaceen), auch bei Dikotylen (Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Halorrhagaceen u. a.), macht es den Eindruck, als ob diese Veränderungen in direkter Anpassung an das Leben im Wasser entstehen. Verschiedentlich sind sie auch dafür erklärt worden.

Die Ursachen für die charakteristische Ausbildung der Wasserblätter sind wiederholt experimentell geprüft. Es ist klar, daß das Leben im Wasser ganz andere Außenbedingungen schafft, als sie für Landpflanzen existieren, besonders infolge der veränderten Druck-

verhältnisse, der Unterdrückung der Transpiration und der abweichenden Konzentrationen der für die Pflanze notwendigen Gase, 1 l atmosphärische Luft enthält 209 ccm O_2 und 0,03—0,04 ccm CO_2, während das gleiche Volum Wasser bei 20° 5,7 ccm O_2 und 0,3 ccm CO_2 enthält. Auch die Lichtintensität ist im Wasser eine wesentlich andere. Linsbauer fand bei seinen Messungen folgende Werte (die Helligkeit über Wasser ist gleich 100 gesetzt):

in 0,5 m	29
„ 1 „	19
„ 2 „	4,9
„ 3 „	3
„ 5 „	1,4

Es findet also schon in 1 m Wassertiefe eine Lichtabnahme von 81% statt. Tatsächlich wird sie meistens infolge organischer oder anorganischer Trübung der Gewässer noch wesentlich größer sein.

Mc Callum sieht den für die Gestaltung des Wasserblattes maßgebenden Faktor in der Unterdrückung der Transpiration, Costantin dagegen in einer Schwächung der vegetativen Kraft durch das Wasser. Schenk wiederum macht die Änderung der Nahrungsaufnahme und des Lichtes verantwortlich. Nach Glück ist die Blattform von der jeweiligen Wassertiefe (Wasserdruck), von der stark verminderten Luftzufuhr, von dem abgeschwächten Licht und von der herabgesetzten Temperatur abhängig, ferner „von dem der Pflanze jeweils zu Gebote stehendem Quantum an Reservestoffen, das mit dem jeweiligen Alter der Pflanze stets Hand in Hand geht.“ Versuche von Goebel, ferner von Wächter und Mer, der die Wasserformen mit etiolierten Pflanzen vergleicht, ergaben einen starken Einfluß des Lichtes auf die Blattgestalt.

Es gelang Goebel, durch Kultur unter Glasglocken, in denen die Luft durch Sphagnum feucht gehalten wurde, und bei 30° Bodenwärme die charakteristischen Wasserblätter mancher Monokotylen auf dem Lande zu erzielen. Später erreichte er das gleiche auch bei einigen Dikotylen, wie Polygonum amphibium, Myriophyllum brasiliense, Proserpinaca palustris und bei der zu den Farnen gehörigen Marsilia quadrifolia. Da außerdem bei der Keimung dieser Pflanzen unter allen Umständen zuerst Wasserblätter gebildet werden, sieht Goebel in dem Auftreten von Wasserformen auf dem Lande einen Rückschlag zur Jugendform, wie er ihn auch bei anderen heterophyllen Gewächsen durch verschiedene äußere Eingriffe bekam, so z. B. bei Campanula rotundifolia, verschiedenen Myrtaceen, Cupressineen u. a., auch bei einzelnen Moosen, wie Funaria.

Eine Bestätigung dieses Resultates ergaben vor allem die glänzenden Versuche von Klebs, der durch Änderung der Außenfaktoren (Licht, Temperatur, Sauerstoff- und Salzgehalt usw.) den Entwicklungsgang mancher Thallophyten (Sporodinia, Saprolegnia, Hydrodictyon), aber auch von Dikotylen wie Ajuga und Sempervivum mannigfach variieren konnte. Maßgebend für den Verlauf der Entwicklung ist nach Goebel und Klebs nicht das Vorhandensein spezifischer Stoffe, wie es z. B. Sachs für die Blütenbildung annimmt, sondern die Konzentration der Nährstoffe; und zwar soll Überwiegen der Assimilate die Ausbildung der höheren Blattform bedingen, relativer Überschuß an Nährsalzen dagegen Hemmung oder Rückkehr auf eine niedere Entwicklungsstufe. Weitere Bestätigung fand diese Ansicht später durch Versuche von Vischer, Lakon und Riede.

Es sollten nun noch einmal die für die Blattbildung der amphibischen Pflanzen maßgebenden Bedingungen durch vergleichende Kulturen näher festgestellt werden. Dazu sind von vornherein zwei Möglichkeiten gegeben: einmal mußte versucht werden, durch verschiedenartige Behandlung die Bildung von Luftblättern unter Wasser zu erreichen, andrerseits die Entwicklung von Wasser- und Schwimmblättern auf dem Lande. Erschwert wird die Deutung solcher Versuche dadurch, daß bei den amphibischen wie bei manchen Landpflanzen, z. B. bei Festuca ovina, auch unter konstanten Außenbedingungen die „innere Beschaffenheit sich ändern und dadurch eine Gestaltsveränderung bedingt werden kann".

Als Material zu den Versuchen dienten vor allem Myriophyllum proserpinacoides (= brasiliense), Marsilia quadrifolia, Limnophila heterophylla (= sessiliflora), Polygonum amphibium und Proserpinaca palustris. Daneben wurden Versuche mit Cardamine lyrata und Mayaca Vandelli ausgeführt, doch sind diese Pflanzen weniger geeignet. Cardamine lyrata wuchs unter den verschiedensten Kulturbedingungen, auf dem Lande und im Wasser, gleichmäßig gut, ohne aber irgendwelche anatomische oder morphologische Unterschiede aufzuweisen. Nie bekam ich die von Glück beschriebenen fiederspaltigen Folgeblätter. Mayaca Vandelli hingegen ist zu empfindlich für experimentelle Untersuchungen.

Die Versuche wurden im Pflanzenphysiologischen Institut München ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, meinen aufrichtigen Dank aussprechen für sein freundliches Interesse und die wertvolle Anregung, die er mir stets während der Arbeit zuteil werden ließ.

Myriophyllum proserpinacoides.

Myriophyllum proserpinacoides ist eine besonders günstige Versuchspflanze, da es große Plastizität mit guter Widerstandskraft gegen experimentelle Eingriffe verbindet. Im Gegensatz zu den drei einheimischen Formen M. spicatum, M. alterniflorum und M. verticillatum bildet M. proserpinacoides eine stattliche Landform, die sich aber durch Versenken in Wasser leicht in die Wasserform umwandeln läßt.

Die kammförmig gefiederten Blätter beider Modifikationen stehen in Wirteln zu 4—6 an der Achse, doch unterscheiden sich die Wasserblätter leicht durch ihre bräunliche Farbe und die bedeutendere Länge der Zipfel (bis zu 27 mm) leicht von den grünen und wesentlich kleineren Landblättern (Zipfel 6—8). Letztere sind durch Wachsausscheidung unbenetzbar, erscheinen deshalb bei Versenken in Wasser mit einem silbrigen, lufthaltigen Überzug. Die Epidermis trägt auf beiden Seiten Spaltöffnungen, ist chlorophyllfrei und besteht aus rechteckig länglichen Zellen. Im Querschnitt sind die Blattzipfel elliptisch und lassen im Gegensatz zu den Wasserblättern schwach eine dorsiventrale Differenzierung erkennen. Bei den Wasserblättern sind die Spaltöffnungen auf die Oberseite beschränkt und bedeutend weniger zahlreich. Bei ihnen sind die Epidermiszellen länger gestreckt und enthalten ziemlich viel Chlorophyll. Entgegen den Angaben von Schenk und Glück fand ich auch bei den einheimischen Arten auf der Oberseite der Wasserblätter einzelne Spaltöffnungen.

Die Landform trägt an der Basis und an den Enden der Fieder Reste von Anhangsdrüsen, die nur bei dem jungen Blatt erhalten sind. Diese von Glück als „Myriophyllindrüsen“ bezeichneten Gebilde sind schon viel untersucht und erfuhren mancherlei Deutung. Benjamin (1850) erklärte sie für Luftbehälter, die die Knospe vor Ausbildung des Interzellularsystem nahe der Oberfläche erhalten. Bald darauf wurden sie von Borodin und Magnus eingehend beschrieben; letzterer hält sie für Sekretionsorgane. Weitere Angaben finden sich bei Eichler, Vöchting, Raciborski, Irmisch, Perrot, Hegelmeier, ferner bei Schenk, der sie ebenfalls als Schutzorgane für die Knospe auffaßt. Goebel hält sie für schleimabsondernde Organe, wie sie sich bei Wasserpflanzen häufiger finden.

Schon Borodin (1871) beobachtete, daß diese Drüsen während der weiteren Entwicklung des Blattes von der Spitze her absterben, wobei sich der ursprünglich glasklare, homogene Inhalt zu braungefärbten, öligen Kugeln zusammenballt. Der Zellinhalt besteht nach E. Janson

„aus einem Eiweißstoff mit geringen Beimengungen von gerbstoffartigen Stoffen", nicht aus einem spezifischen, von Raciborski als „Myriophyllin" bezeichneten Stoff.

An den Wasserblättern, bei denen diese Organe auch am Rande der Fiedern auftreten, bleiben sie am ausgewachsenen Blatt erhalten und erreichen die mehrfache Länge von denen der Landform.

In dem kleinzelligen Gewebe unterhalb dieser Drüsenanhänge beobachtete Goebel regelmäßig ein oder zwei zu Wasserspalten umgewandelte Spaltöffnungen. Diese enthalten kein Chlorophyll und finden sich stets in weitgeöffnetem Zustand. Im feuchten Raum sieht man an diesen Stellen kräftige Wasserausscheidung.

Beim Einsetzen der Landform in Wasser tritt eine starke Streckung der Internodien ein, bis auf ihre vierfache Länge. Sie beruht aber nicht auf Neubildung, sondern auf Streckung schon vorhandener Zellen. Die Umbildung in die Wasserform vollzieht sich in 3—4 Internodien; die beiden Blattformen sind durch Übergänge miteinander verbunden, häufig in der Art, daß der obere Teil noch als Landblatt, der untere schon als Wasserblatt ausgebildet ist. Das ist aus der basipetalen Entwicklung der Blätter leicht verständlich.

Da eine kräftige Endknospe 11—14 junge Blattwirtel enthält, schwächere etwa 8—10, kann die innere Differenzierung der Blätter erst ziemlich spät eintreten. Tatsächlich zeigen auch die ersten Entwicklungsstadien beider Formen vollkommene Übereinstimmung. Die Wasserform kommt hauptsächlich durch frühzeitige Streckung aller Teile zustande.

Es wurden nun zahlreiche Versuche angestellt, um durch Veränderung der Außenbedingungen die Umwandlung der Landform in die Wasserform bei Versenken in Wasser zu beschleunigen oder zu verzögern, vielleicht gar zu verhindern, um dadurch Einblick in die für diese Umwandlung maßgebenden Faktoren zu bekommen. Die Kulturen wurden in einem hellen Gewächshaus in Glaszylindern von 59 cm Höhe und 13 cm Breite angestellt. Da Vorversuche ergaben, daß das Gedeihen und die Reaktionsweise von Myriophyllum brasiliense durch den Endzug von Substrat nicht beeinflußt wird, wurden die Stecklinge wegen größerer Übersichtlichkeit und Sauberkeit ohne Substrat gezogen. Die Bewurzelung war, außer in den Giftlösungen, immer gut, und zwar ist sie gänzlich unabhängig von der Beleuchtung, im Gegensatz zu vielen andern Wasserpflanzen, z. B. Elodea canadensis, bei der nach Möbius die Wurzelbildung durch Dunkelheit gehemmt wird.

Alle Versuche, die Landform durch Zusatz von Metallsalzen, wie $CuSO_4$, $ZnSO_4$, $MnSO_4$, $AlCl_3$, KCN, von Alkaloiden, wie Strychnin, an der Umwandlung zu hindern, oder gar die gleichzeitig eingesetzte Wasserform in die Landform überzuführen, blieben ohne Erfolg. Auch Kultur in 5%iger Rohrzuckerlösung brachte kein anderes Resultat; letzteres mag daran liegen, daß Myriophyllum Zucker vielleicht nicht als Nährstoff verwenden kann. Durch Zusatz von $CuSO_4$ schien sich anfänglich eine Annäherung an die höhere Blattform erreichen zu lassen, da die aus der Landform entwickelten Wasserblätter nach längerer Zeit noch einzelne Landblattcharaktere zeigten, wie zahlreichere Spaltöffnungen, besonders solche auch auf der Unterseite, geringer Chlorophyllgehalt der Epidermis und unerhebliche Vergrößerung der Interzellularen. Daß es sich hierbei um eine Reizwirkung handelte, erschien besonders deshalb wahrscheinlich, da Goebel früher bei Proserpinaca palustris durch Zusatz von $CuSO_4$ die Bildung ungeteilter Landblätter unter Wasser erreichen konnte.

Andererseits zeigten unter gleichen Bedingungen lebende Stecklinge der Wasserform diese Merkmale nicht, entwickelten sich vielmehr nur sehr langsam weiter und wurden offenbar durch das Kupfer geschädigt. Es scheint auch bei der Landform eine Hemmung, nicht ein Reiz durch das Cu zu erfolgen. Damit stimmt überein, daß bei längerer Kultur in solchen Lösungen (8—15 Wochen) die Landblattcharaktere in jedem neugebildeten Wirtel schwächer wurden. Daß bei Zusatz von Kupfersulfat bestimmte Merkmale der Landform länger festgehalten werden als in reinem Wasser, hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß durch das Kupfer die für gewöhnlich in Wasser eintretende Streckung unterdrückt wird. Die sonst bei der Streckung aufgebrauchten Assimilate bleiben dadurch für die Ausbildung der Blätter verfügbar; da gleichzeitig auch die Neubildung von Blättern verzögert ist, verschiebt sich das Verhältnis der Nährstoffe nur langsam zugunsten der anorganischen Salze. Der Übergang der Blattformen wird dadurch allmählicher.

Die Ausbildung der Anhangsdrüsen wird durch Zusatz von Giften nicht beeinflußt. Sie erreichen die für reines Wasser normale Länge. Dies bestätigt wieder, worauf Goebel mehrfach hingewiesen hat, „daß die Eigenschaft der Wasserblätter sich aus einer Anzahl von Merkmalen zusammensetzt, welche möglicherweise durch verschiedene Bedingungen hervorgerufen werden".

Myriophyllum brasiliense verträgt relativ hohe Cu-Konzentrationen. Es wurden Lösungen von 0,001—0,02% angewandt. Die Wasserform ist empfindlicher, wahrscheinlich wegen des Mangels einer Cuticula in

den Blättern. Ob das Kupfer von der Pflanze aufgenommen wird, läßt sich nur schwer direkt feststellen. Nur in einem Fall gelang der chemische Nachweis in den Epidermiszellen, doch möchte ich diese Bestimmung nicht für ganz sicher halten. Vielleicht ist hier, wie auch in anderen Fällen, der Kupfernachweis in lebenden Zellen erschwert, wenn nicht unmöglich gemacht infolge organischer Bindung des Kupfers. Nach Veraschung, die Prof. Sueßenguth freundlichst für mich ausführte, zeigten die Pflanzen einen starken Cu-Gehalt, auch nachdem sie 7 Stunden unter kräftig fließendem Wasser abgespült waren. In entrindeten Stengelstücken ließ sich dagegen kein Kupfer nachweisen. Da die Stengel von Myriophyllum kaum Schleim absondern, ist es nicht wahrscheinlich, daß das Cu so stark an der Oberfläche haften sollte, ohne einzudringen. Daß Kupfer, wenn auch nur in äußerst geringen Mengen, durch die Epidermis aufgenommen werden kann, ist verschiedentlich nachgewiesen, unter anderen von Ruhland und Ewert, selbst bei Anwesenheit einer ziemlich derben Cuticula, z. B. in mit Bordeauxbrühe bespritzten Blättern von Kartoffeln. Die Aufnahme kann bei Myriophyllum nur durch die Epidermiszellen geschehen, da Wurzeln, wie erwähnt, in solchen Lösungen nicht gebildet werden, und da die Schnittfläche sich bald schließt.

Für die Aufnahme des Kupfers spricht ferner die Tatsache, daß die giftigen Wirkungen durch Zusatz von $AlCl_3$ abgeschwächt, auch ganz aufgehoben werden können. $AlCl_3$ an sich wirkt erst in starker Konzentration giftig. Scüzs fand die gleiche entgiftende Wirkung des Al gegenüber dem Cu bei Versuchen mit Spirogyra und Keimlingen von Cucurbita Pepo. Es sind zahlreiche andere „antagonistische Ionenwirkungen" bekannt. Sie werden von Scüzs, Scapek u. a. dadurch erklärt, daß „die Plasmahaut die Rolle eines Elektrolytüberträgers spielt. Sie bindet die Ionen bis zu einem gewissen Gleichgewichtszustand. Durch die Reversibilität des Vorganges werden sie dann auf der anderen Seite weiterbefördert". Die einwertigen Kationen können nun durch die höherwertigen, z. B. das dreiwertige Aluminium-Ion, aus ihrer Adsorptionsbindung im Plasma verdrängt werden. Damit wäre die Giftwirkung des Kupfers und anderer Metallsalze als Massenwirkung charakterisiert. Früher wurden vielfach, unter anderem von Rumm, fermentartige Wirkungen angenommen.

Auch Kalzium wirkte, ebenso wie in Versuchen von Scüzs, entgiftend. Die Wirkungen des Kupfers im entkalkten Wasser waren wesentlich stärker als in dem ziemlich Ca-haltigen Münchener Leitungswasser.

Ähnliche Erscheinungen wie durch $CuSO_4$ ließen sich durch Zusatz von Sulfaten oder Chloriden von Mn, Zn, Co und Ni hervorbringen, doch waren sie wesentlich schwächer. Cu, Ag und Hg sind wegen ihrer starken Neigung zu komplexen Verbindungen mit organischen Substanzen besonders schädlich für den Organismus.

Es ist demnach wahrscheinlich, daß das Kupfer bei Myriophyllum tatsächlich von den Epidermiszellen aufgenommen wird. Infolge einer Adsorptionsbindung im Plasma wirkt es hemmend auf die vegetativen Vorgänge.

Alle Eingriffe, die die Streckung der Internodien bei Versenken in Wasser verhindern und dadurch einen relativen Mangel an Assimilation verzögern, verursachen längeres Festhalten der genannten Landblattcharaktere, während andererseits das mechanische System und das Leitungsgewebe die für Wasserpflanzen normale Reduktion zeigen. Wie die genannten Schwermetallsalze wirken auch KCN, Strychnin und Thymol. Freie Säuren und Basen sind schon in geringen Konzentrationen tödlich. Fischers Beobachtung, daß beide nach der Konzentration der H- und OH-Ionen wirken, fand ich durchaus bestätigt.

Die Streckung wird ferner unterdrückt durch Abschneiden aller oder der meisten Blätter, durch Inversstellung der Stecklinge, durch Kultur in abgekochtem oder kaltem (8—10°) Wasser. In all diesen Fällen geschieht die Umwandlung in 5—7 Internodien und ist erst nach 14—20 Tagen beendet, während sie unter normalen Bedingungen während 8—10 Tagen in 3—4 Internodien eintritt.

Durch Entfernen des Vegetationspunktes wird die Streckung nicht beeinflußt. Es wird dann die oberste Seitenknospe entwickelt, und zwar häufig direkt zur Wasserform. Überhaupt zeigen die Seitenknospen, wenn sie zum Austreiben veranlaßt werden, z. B. durch einseitiges Licht, einen schnelleren Übergang. Das beruht darauf, daß sie nicht so viele und weniger weit vorgebildete Blattanlagen enthalten wie die Endknospe (7—9 gegen 11—14 in letzteren). Außerdem befinden sie sich häufig unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen als diejenigen an der Hauptachse.

In diesen Versuchen war die Wassertiefe von keiner Bedeutung für die Dauer und die Intensität der Umwandlung, solange die Kulturgefäße allseitig belichtet waren. Dagegen bei Verdunkelung derart, daß Licht nur senkrecht von oben einfallen konnte, verursachte eine Erhöhung des Wasserspiegels um 30 cm schon eine schnellere und typischere Ausbildung der Wasserform. Nach den erwähnten Messungen von Linsbauer bedingt dieser Unterschied eine bedeutende Abnahme der Lichtintensität, da diese in 0,5 m Wassertiefe bereits um 71 % abnimmt.

Völlige Verdunkelung verträgt Myriophyllum weder auf dem Lande noch im Wasser. Es etioliert nicht, sondern geht zugrunde. Auch durch organische Nährstoffe läßt sich der Lichtmangel nicht ausgleichen.

Dagegen entwickelten Stecklinge, die vor Beginn des Versuches 2—4 Tage verdunkelt waren, schon 2 Tage nach Einsetzen in Wasser typische Wasserblätter aus. Goebel, der früher das gleiche beobachtete, erklärt das damit, „daß ihre organischen Substanzen im Finstern qualitativ und quantitativ (durch Atmung) eine Veränderung erlitten". Warmes Wasser (25—30°) wirkt wie Verdunkelung und fördert die Ausbildung der Wasserform. Nach den Untersuchungen von Forel und Wild steigt die Absorptionsfähigkeit von Wasser für Licht mit der Temperatur.

Verschiedene Größe der Stecklinge war nur bei erheblichen Unterschieden von Bedeutung. 15—20 cm lange Pflanzen brauchten die doppelte bis dreifache Zeit zur Umwandlung wie 2—4 cm große. Der größere Reichtum an Reservestoffen veranlaßte wohl bei den ersteren die Verzögerung der Wasserblattbildung.

Diese Versuche bestätigen durchaus Goebels Resultat, das nämlich „ein Landsproß von Myriophyllum proserpinacoides, in Wasser versenkt, um so rascher Wasserblätter bildet, je weniger schon als Luftblätter differenzierte Blattanlagen er besitzt, und je weniger stark sein Vegetationspunkt durch das vorhergehende Leben beeinflußt ist".

Näheren Einblick in die bei der Umwandlung wirksamen Faktoren gaben Versuche mit künstlicher Beleuchtung unter Wasser. Verwendet wurde dazu eine Osram-Nitralampe von 500 Watt, die so tief in Wasser tauchte, daß sie nur 10—15 cm von den Endknospen entfernt war. Ständiger Wasserdurchfluß hielt die Temperatur in der Höhe der Vegetationspunkte auf 23—26°, an der Oberfläche war sie natürlich bedeutend höher. Schon nach 10 Tagen zeigte die Wasserform an den Zipfeln die Ausscheidung des Wachsüberzuges und nach 2 bis 3 Wochen war eine typische Landform ausgebildet, unter Wasser, die bei anatomischer Untersuchung alle charakteristischen Merkmale zeigte, wie Vermehrung der Spaltöffnungen in der chlorophyllfreien Epidermis, Verringerung der Interzellularen, Erstarkung der Gefäßbündel usw. Sie unterschied sich von auf dem Lande gebildeten Luftblättern nur dadurch, daß die Drüsenanhänge auch beim fertigen Blatt erhalten blieben. Vielleicht ist das auf direkte Wirkung des Mediums zurückzuführen.

Daß nicht die ständige Zufuhr frischen Wassers die Veranlassung zur Umwandlung war, ergaben Kontrollversuche im strömenden Wasser; sie zeigten keine Veränderung der Wasserform. Da andererseits eine

200 Wattlampe diesen Effekt nicht hervorbrachte, sondern nur eine Vermehrung der Spaltöffnungen, kann nur die höhere Lichtintensität und die dadurch bedingte Steigerung der Assimilationstätigkeit der maßgebende Faktor gewesen sein. Daß tatsächlich kräftige Assimilation stattfand, bewies der große Stärkereichtum der Blätter.

Umgekehrt ließ sich die Landform auf dem Lande zur Wasserblattbildung veranlassen, wenn, wie es Goebel angibt, die Wurzeltätigkeit durch ca. 30° Bodenwärme angeregt und gleichzeitig durch Kultur in feuchtem Raum die Transpiration möglichst beschränkt wurde. Eine für die Pflanze völlig wasserdampfgesättigte Atmosphäre läßt sich freilich nicht herstellen, da, wie Iwanoff und Thielmann nachwiesen, die Pflanze infolge der Absorption des Lichtes in den Pigmenten und Umwandlung in Wärme immer eine etwas höhere Temperatur hat als die Umgebung. 90—96% Luftfeuchtigkeit sind jedoch ausreichend. Daß nicht Hemmung der Transpiration die Ursache der Wasserblattbildung war, zeigt einmal der Versuch mit künstlicher Beleuchtung unter Wasser, ferner die Tatsache, daß ohne Zuführung von Bodenwärme die Umwandlung nicht stattfand. Die Hervorrufung der Wasserform auf dem Land stößt besonders darum auf große Schwierigkeiten, da auch für eine gewisse Abschwächung der Beleuchtung gesorgt werden muß, die leicht zum Tode der Kulturen führt. Im Winter gelingen diese Versuche deshalb leichter als im Sommer. Den besten Erfolg hatten Kulturen in Torfmull, der sich wegen seiner größeren Wasserkapizität feuchter halten läßt. Auch Entfernen des Vegetationspunktes begünstigt die Ausbildung der Wasserform, da aus den oben angegebenen Gründen Seitenknospen leichter zu beeinflussen sind.

Meistens bekommt man nur Mittelformen, die bei Versenken in Wasser sofort benetzbar sind und rasch typische Wasserblätter bringen. Auch auf dem Land führt die Wasserform die bekannten Schlafbewegungen aus; freilich hängen die Blätter dann so fest aneinander, daß sie sich am Morgen nicht wieder ausbreiten können. Nach vorsichtigem Lösen mit einem Pinsel kehren sie jedoch in die normale Tagesstellung zurück.

Interessant war das Verhalten von Myriophyllum in sauerstofffreier Luft. Wenn durch dichten Abschluß der Zutritt frischer Luft zu den Landkulturen gehindert wurde, so bildeten sie nach 10—14 Tagen typische Wasserblätter aus, kehrten bei Zutritt neuer Luft aber sofort zur Landblattbildung zurück. Wenn dagegen durch Einleiten von neutralen Gasen wie Wasserstoff der Sauerstoff verdrängt oder durch Pyrogallol völlig gebunden wurde, gingen die Pflanzen

schnell zugrunde, ohne in den vorhergebildeten Kümmerformen die geringste Annäherung an Wasserblätter zu zeigen. Es war gleichgültig, ob die Kohlensäure gebunden wurde oder nicht, also kann nicht deren relatives Überwiegen maßgebend gewesen sein. Andrerseits zeigten Stecklinge der Wasserform in Wasser, das mit einer Sauerstoffatmosphäre in Berührung stand und dadurch ungefähr den gleichen O_2-Gehalt wie normale Luft hatte, keine Annäherung an die Landform. Daß nicht Sauerstoffmangel im Wasser die Ursache für das Beharren auf dem Jugend = Wasserblattstadium sei, ist auch darum nicht wahrscheinlich, da sich in der am Tage aus den Interzellularen ausgepreßten Luft reichlich (bis 5,2%) Sauerstoff nachweisen ließ, und da sich die Wasserform auf dem Land in Luft mit normalem Sauerstoffdruck entwickelt.

Während sonst die Erzielung von Wasserblättern auf dem Land große Sorgfalt erfordert und trotzdem meistens nur Kümmerformen bringt, gelingt sie bei Luftabschluß unbedingt, sobald der Abschluß wirklich luftdicht ist. Ob durch die veränderten Druckverhältnisse, ob eventuell durch Hemmung der die Assimilate aktivierenden Enzyme, oder ob durch eine andersgeartete Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge infolge des Sauerstoffmangels die Wasserblätter entwickelt werden, darüber können erst eingehendere quantitative Untersuchungen Aufschluß geben. Jedenfalls beweist dieser wie auch die zuletzt beschriebenen Versuche, daß die verschiedenen Blattformen unabhängig vom Medium sind, vielmehr entstehen, wenn die durch die äußeren Verhältnisse die für ihre Bildung spezifischen „inneren Bedingungen" geschaffen werden.

Proserpinaca palustris.

Nicht so plastisch und wegen der an die Jahreszeiten gebundenen Periodizität für Versuche etwas weniger geeignet ist die ebenfalls zu den Hallorrhagaceen gehörige Proserpinaca palustris. Sie ist in Nordamerika einheimisch, wo sie an periodisch überschwemmten Standorten wächst. Demzufolge bildet sie zwei Blattformen aus: die schmallanzettlichen Landblätter sind 5—5,5 cm lang und 7—8 mm breit, haben einen leicht gekerbten Rand und zeigen in ihrer Struktur typischen Landblattcharakter. Bei den Wasserblättern dagegen sind die Blattspitzen weniger zahlreich, aber zu langen Zipfeln von elliptischem Querschnitt ausgezogen, während das Mittelstück auf die Hauptrippe reduziert ist. Bei diesen Blättern finden sich fast keine Spaltöffnungen, wenig Gefäßbündel und kein Palisadenparenchym. Sie gleichen im Bau den zerschlitzten Blättern anderer Wasserpflanzen, z. B. der Wasserranunkeln.

An den Enden und in den Achseln der Fieder stehen Drüsen, ähnlich denen von Myriophyllum, die wahrscheinlich als Hydathoden dienen.

Die Entwicklung beider Blattformen ist bis zu einem gewissen Punkte übereinstimmend. Durch stärkere Entwicklung der Fläche kommt das Landblatt, durch Förderung der Zipfel das Wasserblatt zustande. Beide Vorgänge scheinen sich gegenseitig hemmend zu beeinflussen. Mc Callum, der zuerst diese Pflanze genauer untersuchte, zeigte, daß noch Blattanlagen von 3—4 mm Länge zu beiden Entwicklungsrichtungen befähigt sind.

Eine Blattanlage entwickelt sich nach Mc Callum zur Wasserform, wenn die Zellen des Vegetationspunktes infolge Unterdrückung der Transpiration sehr wasserreich sind. „When the protoplasm of the primordial cells is in that condition of dilution which accompanies the absorption of a large amount of water, the nature of the growth and orientation of the cell division is such as to produce the waterform." Durch Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur und der Wassertiefe, ferner bei Kultur in destillierten oder sauerstoff- und kohlensäurereichem Wasser durch Zusatz von Salzen und Nährlösungen, bekam er unter Wasser immer nur die geteilten, auf dem Land ungeteilte Blätter. Da sich andererseits im feuchtigkeitsgesättigten Raum Wasserblätter aus der Landform entwickelten, da außerdem in stark verdünnten Lösungen von KCl und $Ca(NO_3)_2$, die durch Verdampfen stärker und dadurch plasmolysierend wurden, die Sprosse im Wasser ganzrandige Blätter bildeten, sieht er den einzig maßgebenden Faktor für die Blattbildung in der Unterdrückung oder Förderung der Transpiration.

Im Sommer bilden die meisten Sprosse von Proserpinaca palustris im Freiland und im Gewächshaus auch unter Wasser ungeteilte Blätter aus. Mc Callum sucht das dadurch zu erklären, daß entweder „some of the plants after a time became accustomed to the stimulus and refused to respond", oder „that the protoplasm is able to adjust itself, perhaps by the expulsion of water, into that condition in which it exists when in the air". Er bezeichnet diese Erklärung aber selbst als „speculation".

George P. Burns, der im allgemeinen die Resultate Mc Callums bestätigt, kam bei den Versuchen mit plasmolysierenden Lösungen zu anderen Ergebnissen und damit zu einer anderen Erklärung über die Ursachen der Blattbildung. Im Frühjahr und Sommer in verdünnten Lösungen von KCl eingesetzte Pflanzen bildeten nach einiger Zeit ganzrandige Blätter, im Winter dagegen unter den gleichen Bedingungen nicht. Stecklinge zeigten eine ähnliche Abhängigkeit von den Jahres-

zeiten. Stecklinge der Landform fuhren im Mai in der Bildung ungeteilter Blätter fort, während solche im August unter sonst gleichen Verhältnissen zur Wasserblattbildung übergingen. Analoges hatte Familler früher an Campanula rotundifolia beobachtet. Da Burns weiter feststellte, daß Keimpflanzen unter allen Umständen mit der Bildung von Wasserblättern beginnen, kommt er zu dem Schluß, daß nicht Hemmung oder Förderung der Transpiration die verschiedene Blattgestalt bedingt, sondern „Proserpinaca palustris has two forms, an adult form and a juvenile form. Under good vegetative conditions it has a tendency to produce the adult form, under poor vegetative conditions it has a tendency to produce the juvenile form with the divided leaf". Zu dem gleichen Resultat war Goebel früher durch Versuche mit anderen heterophyllen Pflanzen gekommen und konnte es später auch für Proserpinaca palustris bestätigen.

Burns beobachtete ferner, daß im September die Sprosse der Landpflanzen auch unter den günstigsten Kulturbedingungen anfangen, geteilte Blätter zu bilden, während gleichzeitig der Sproß aus der orthotropen in die plagiotrope Lage übergeht. Er sieht die biologische Bedeutung dieser Erscheinung darin, daß die während des Sommers über den Wasserspiegel emporgewachsene Pflanze wieder unter Wasser gerät, wo sie den Schädigungen des Winters weniger ausgesetzt ist. Auch wenn er den Sproß durch Fixieren am Herabbiegen hinderte, trat Wasserblattbildung ein. Bei Verdunkelung richteten sich die Haupt- und Seitenachsen schon nach wenigen Stunden auf. Burns schließt daraus, daß Proserpinaca palustris im Verlauf der Entwicklung ihre Beziehung zum Licht ändert: „at one stage of it development Proserpinaca is positively heliotropic, at another it is diaheliotropic. Furthermore, we find that the production of the ‚water-type' of leaf is intimately connected with that stage when it is diaheliotropic; the ‚land-type' with that when it is positively heliotropic."

Eine Wiederholung der Versuche von Mc Callum und Burns ergab im wesentlichen gleiche Resultate. Es konnte auch die im Winter eintretende horizontale Verlagerung der Sprosse durch Verdunkelung aufgehoben werden, freilich nur für kurze Zeit; bei fortgesetzter Kultur unter Lichtabschluß biegen sich die Sprosse wieder herab und gehen zugrunde. Ähnlich wie bei Myriophyllum lassen sich bei Proserpinaca nur schwer Etiolierungserscheinungen erreichen.

Dagegen ließ sich eine dauernde mit starker Wachstumsförderung verbundene Aufrichtung der Sprosse durch ständige Beleuchtung mit einer 200 Wattlampe erreichen. Die Lichtintensität war nicht sehr

hoch, da die Temperatur durch eine dazwischen geschobene Schicht fließenden Wassers auf 20—25° gehalten werden sollte. Schon nach 6—8 Tagen beobachtet man ein Ergrünen der bis dahin dunkelbraunroten jüngeren Blattanlagen und Aufrichten des Sprosses ca. 3 cm unterhalb der Endknospe. Kräftige Blattbildung führt schon in 2 bis 3 Internodien zu echten Luftblättern. Die schnelle Umwandlung dürfte sich dadurch erklären, daß diese „Winterblätter" eine Mittelform zwischen den Land- und Wasserblättern darstellen. Die Zipfel sind nicht so lang: eine ziemlich derbe Cuticula und Vermehrung der Gefäße unterscheidet sie hauptsächlich von echten Wasserblättern. Durch fortgesetzte Beleuchtung konnten die Pflanzen beliebig lange auf dem Landblattstadium erhalten werden.

Daß nicht die Erhöhung der Temperatur die Bildung der höheren Blattform veranlaßte, ergaben Kontrollversuche bei der gleichen Temperatur, aber ohne ständige Belichtung. Diese Pflanzen beharrten den ganzen Winter auf dem Wasserblattstadium und begannen im Frühjahr nur 14 Tage vor den Freilandexemplaren mit der Bildung ungeteilter Blätter.

Daß die Ausbildung der ungeteilten Blätter an eine relativ hohe Lichtintensität gebunden ist, zeigten besonders schön Versuche mit künstlicher Beleuchtung unter Wasser. Als Lichtquelle diente auch hier eine 500 Wattlampe, aber auf 20 cm Entfernung. Die Versuchsanordnung war sonst die gleiche wie in den entsprechenden Versuchen mit Myriophyllum. Die Umwandlung der Wasserform in die Landform unter Wasser vollzog sich im Sommer in 8—12 Tagen innerhalb 3 bis 4 Internodien, während im Winter die Umwandlung 8—14 Tage in Anspruch nahm und mehr Zwischenformen aufwies. Das langsamere Wachsen der Pflanzen im Winter ist wohl auf einen geringeren Vorrat an Reservestoffen zurückzuführen; es ist deshalb eine längere Assimilationstätigkeit notwendig, um die für die Ausbildung der höheren Blattform nötigen Baustoffe zu beschaffen.

Die Entwicklung ungeteilter Blätter unter Wasser im Frühjahr und Sommer dürfte analog auf die größere Helligkeit in diesen Monaten zurückzuführen sein, die Rückkehr zur Jugendform im September auf die Abnahme der Lichtintensität. Die den Pflanzen zur Verfügung stehende Helligkeit wechselt sehr in den einzelnen Monaten. Die folgenden Zahlen entstammen Messungen von Dorno (zitiert Sierp, Über die Lichtquellen usw.) und geben die Gesamthelligkeit, also Sonnenlicht + diffuses Licht am Mittag in 1000 Meterkerzen an:

15. Januar	53,8
15. März	110,0
15. Mai	156,8
15. Juli	156,5
15. September	113,9
15. November	57,8.

Diese Zahlen sind zwar für Davos bestimmt, doch wird sich auch an anderen Orten ein ähnlicher Gang der Jahreshelligkeit feststellen lassen. Die Unterschiede in der Helligkeit der einzelnen Monate wird durch die verschiedene Länge der Tage noch größer.

Schon Burns wies darauf hin, daß nur die kräftigen Sprosse unter Wasser Landblätter zu bilden vermögen; schwächere beharren den ganzen Sommer auf dem Wasserblattstadium. Man kann also im Herbst an vielen Sprossen drei Blattfolgen feststellen, die übrigens in ihren Zahlenverhältnissen ziemlich konstant sind: Zuunterst findet sich eine unbestimmte Zahl von Wasserblättern, darüber 5—8 im Frühjahr gebildete Übergangsblätter, auf die 14—20 ungeteilte Blätter folgen; darüber stehen die im August gebildeten Übergangsformen, wieder 5—8, schließlich wieder Wasserblätter, bis im Frühling der Wechsel von neuem beginnt.

Die gleiche Periodizität in der Blattgestalt ergaben Versuche mit $CuSO_4$-Lösungen. Goebel konnte durch Zusatz von Kupfersulfat leicht Landblätter unter Wasser hervorrufen; eine dieser Pflanzen bildete nachher, in gewöhnliches Wasser gebracht, in diesem wieder Wasserblätter aus. Meine Versuche gaben insofern ein etwas anderes Resultat, als ich von Ende März bis Ende Oktober auf diese Weise leicht Landblätter unter Wasser bekam, während es in den übrigen Monaten nicht gelang. Die Cu-Konzentration durfte dabei nicht über 0,001%, höchstens 0,005% erhöht werden, da die Pflanzen sonst abstarben. Hier scheint tatsächlich eine Reizwirkung des Kupfers vorzuliegen, die die höhere Blattform veranlaßt, keine Giftwirkung wie bei Myriophyllum. Der Nachweis des Cu in den Pflanzen stieß auf die gleichen Schwierigkeiten, wie bei dem genannten Objekt.

Alle anderen Versuche, durch Variation der Wassertiefe, der Temperatur, durch Zusatz anderer Gifte, durch Kultur in Zucker- oder Nährlösungen die Bildung ungeteilter Blätter im Wasser zu erreichen, blieben, wie nach den Resultaten Mc Callums und Burns zu erwarten, ergebnislos.

Besseren Erfolg hatten dagegen Versuche, die Wasserform auf dem Lande zu erreichen. Wie Mc Callum angibt, gelingt das bei

Kultur in sehr feuchtem Raum. Die besten Resultate bekommt man aber, wenn man nach Goebels Methode gleichzeitig die Wurzeltätigkeit durch ca. 30° Bodenwärme anregt, doch ist dies hier, zum Unterschied von Myriophyllum nicht unbedingt notwendig. Die Bewurzelung ist in Torfmull und Sand besonders gut, wenn 2—3mal in der Woche mit verdünnter Nährlösung gegossen wird. Entsprechend gelingt in solchem Substrat die Überführung der Landform in die Wasserform etwas leichter. Aber auch hier braucht es viel Sorgfalt und Geduld, um gute Exemplare zu bekommen, da die meisten Kulturen infolge zu starker Abschwächung der Beleuchtung, Sauerwerden des Bodens, Sinken der Luftfeuchtigkeit unter die notwendige Konzentration usw. eingehen. Den besten Erfolg bringt 4—5maliges schwaches Begießen täglich.

Diese Versuche bestätigen die Bedeutung der Nährsalzaufnahme für die Ausbildung der Wasser = Jugendblätter. Entfernen oder Eingipsen des Vegetationspunktes erleichtert die Ausbildung der Wasserform auf dem Land, da hierdurch die wie auch bei anderen amphibischen Pflanzen leichter beeinflußbaren Seitenknospen zum Austreiben veranlaßt werden.

Im ganzen ergaben die Versuche durchaus Übereinstimmung mit dem von Burns gefundenen, von Goebel bestätigten Resultat, daß nämlich Proserpinaca palustris zwei Blattformen besitzt, von denen die eine, das geteilte Blatt, als Jugendform, das ungeteilte als Folgeform aufzufassen ist. Die beiden Blattformen zeigen eine weitgehende Abhängigkeit von der Lichtintensität. Das Licht wirkt nicht als direkter formativer Reiz, sondern durch Beeinflussung des Stoffwechsels. Wie in anderen Fällen führt Förderung der Assimilation zur Entwicklung der höheren Blattform, Schwächung derselben und gleichzeitige Anregung der Wurzeltätigkeit, also Überwiegen der Nährsalze, zu Beharren oder Rückkehr zur Jugendform. Die Blattform ist auch hier vom Medium unabhängig.

Limnophila heterophylla.

Einzelne Versuche mit Limnophila heterophylla ergaben völlige Übereinstimmung mit Goebels früherem Resultat, daß nämlich die geteilten Wasserblätter die Jugendform darstellen, die unter bestimmten Ernährungsverhältnissen auch auf dem Lande hervorgerufen werden können. Notwendig ist dazu wie in anderen Fällen Hemmung der Transpiration durch feuchte Luft, Abschwächen des Lichtes und Anregung der Wurzeltätigkeit durch Bodenwärme.

Dagegen wollte es nicht gelingen, durch künstliche Beleuchtung die ungeteilten Landblätter unter Wasser zu erzielen. Dies dürfte aber

eher auf ungünstige Kulturbedingungen als auf einem abweichenden Verhalten von den anderen untersuchten Objekten beruhen. Während Myriophyllum brasiliense und Proserpinaca palustris Kultur ohne Substrat gut vertragen, ist Limnophila dagegen ziemlich empfindlich. Wurzelbildung tritt dann kaum ein, sie wird fast völlig durch Licht gehemmt. Die Blätter färben sich dunkelrot und sterben nach 10—14 Tagen ab. Andererseits werden bei Kultur mit Substrat die Pflanzen derart von Algen überwuchert, daß sie dadurch geschädigt werden. Die reichliche Entwicklung der Algen ist die größte Schwierigkeit in den Versuchen mit künstlicher Beleuchtung unter Wasser und stellt das Gelingen oft genug in Frage. Das beste Mittel dagegen ist tägliches gründliches Abspülen der Pflanzen unter fließendem Wasser. Limnophila verträgt freilich eine solche Behandlung nicht.

Bei Landkulturen zeigte sich durchaus die gleiche Abhängigkeit vom Licht wie bei den anderen untersuchten Pflanzen.

Polygonum amphibium.

Besseren Erfolg hatten Versuche mit Polygonum amphibium, das wegen seines häufigen Vorkommens und seiner großen Plastizität schon vielfach zu ähnlichen Versuchen gedient hat, z. B. Irmisch, Massart, Schenk, Glück, Costantin, Goebel u. a. Es lebt in Gräben und Teichen, die Landform auch an trockenen Standorten. In seichtem Wasser erheben sich die Sprosse über den Wasserspiegel, während sie im tieferen flutende Sprosse bilden, mit dem Wasser aufliegenden Schwimmblättern.

Diese Schwimmblätter, die im ganzen etwas kleiner als die Landblätter sind, unterscheiden sich von diesen äußerlich nur durch das Fehlen der Haare und den Besitz eines bis 33 mm langen Stiels; die Luftblätter sind nur ganz kurz gestielt. Anatomische Untersuchung zeigt bei den Schwimmblättern die für diese Blattform charakteristische Verteilung der Spaltöffnungen, d. h. deren Beschränkung auf die Oberseite. Sie sind weniger zahlreich als bei der Landform, die auf der gleichen Fläche auf der Unterseite die doppelte Anzahl trägt, während auf der Oberseite sich nur vereinzelte finden. Die Spaltöffnungen sind auf der ganzen Blattfläche gleichmäßig verteilt; zu Zählungen dienten meist Epidermisstücke aus der Blattmitte.

Die Schließzellen der Spaltöffnungen liegen bei den Schwimmblättern, wie Massart beobachtet, in einer Ebene mit den Epidermiszellen, während sie bei den anderen, besonders bei Pflanzen trockener Standorte oft erheblich eingesenkt sind. Von Costantin, Massart

und Glück ist darauf hingewiesen, daß die Konturen der Epidermiszellen, die bei dem Landblatt besonders auf der Unterseite stark wellig gebogen sind, bei den Schwimmblättern annähernd rechteckig sind. Das trifft aber nicht für die am Anfang jeder Vegetationsperiode gebildeten Blätter zu. Die ersten Blätter zeigen im Frühjahr bei Landpflanzen jedes Standortes auf Ober- und Unterseite ungefähr rechteckige Zellen, gleichzeitig eine Vermehrung der Spaltöffnungen auf der Oberseite, während im ganzen deren Zahl gegenüber den später gebildeten Blättern verringert ist. Ebenso verhalten sich die im Herbst gebildeten Blätter, bei denen außerdem die Epidermiszellen bedeutend kleiner sind, ungefähr $^1/_3$ von denen der Sommerblätter. Auch diese Blätter sind im ganzen etwas kleiner und bestehen aus weniger Zellschichten. Hauptsächlich ist das Palisadenparenchym weniger deutlich gegen das Schwammgewebe abgesetzt. Es macht den Eindruck, als ob diese Blätter etwas der Schwimmblattform genähert sind. Leider standen mir keine Keimpflanzen zur Verfügung, da Polygonum amphibium nur selten fruchtet, sondern sich meistens durch Ausläufer vermehrt. Es wäre interessant zu beobachten, ob die ersten Blätter auch Schwimmblattcharakter tragen, wie es aus Analogie zu anderen amphibischen Pflanzen eigentlich anzunehmen ist.

Auch die Pflanzen meiner Kulturen, die den ganzen Winter hindurch kräftig weitertrieben, bildeten vom Herbst bis zum Frühjahr diese Zwischenformen aus. Wie bei Proserpinaca dürfte das auf die Verminderung der Helligkeit in diesen Monaten zurückzuführen sein, besonders da sich jederzeit durch eine, wenn auch nur schwache, künstliche Dauerbelichtung normale Luftblätter hervorrufen ließen. Die Abhängigkeit des Palisadenparenchyms ist ja schon wiederholt, unter anderem von Pick, nachgewiesen.

Während die Landblätter während einer ganzen Vegetationsperiode erhalten bleiben, sterben die Schwimmblätter ziemlich rasch ab, so daß sich an einem Wassersproß meist nur 3—5 Blätter gleichzeitig finden.

Irmisch beobachtete zuerst, daß eine Landpflanze bei Versenken in Wasser auch Schwimmblätter zu bilden vermag, was bald darauf von Costantin, Massart u. a. bestätigt wurde. Costantin beobachtete dabei auch Zwischenformen der beiden Blattarten. Bei Versetzen von Landpflanzen in Wasser tritt zuerst eine erhebliche Streckung der Internodien und reichliche Wurzelbildung an allen Knoten ein. Die schon ausgebildeten Blätter sterben schnell ab, statt dessen werden nach 3—4 Mittelformen typische Schwimmblätter gebildet. Die Übergangsformen zeigen eine allmähliche Verschiebung des Zahlenverhältnisses der Ober-

und Unterseite zugunsten der ersteren; auf letzterer erhalten sich am längsten die Spaltöffnungen in der Nähe der Hauptnerven. Schneller als die Spaltöffnungen der Unterseite verschwinden die Drüsenhaare, die schon bei Kultur im feuchten Raum nicht mehr ausgebildet werden, während sie sich beim echten Luftblatt in großer Zahl finden. Stabiler sind die ungestielten Drüsen, die sich vereinzelt auch noch auf Schwimmblättern finden. Anscheinend dienen beide Arten der Wasserausscheidung.

Goebel und Glück zeigten übereinstimmend, daß das Schwimmblatt die Jugendform darstellt, das Landblatt die Folgeform. Goebel wies ferner nach, daß eine Rückkehr zu der Schwimmblattform auch ohne Wechsel des Mediums möglich ist, nämlich bei Kultur unter durch Sphagnum feucht gehaltenen Glasglocken, bei 30° Bodenwärme.

Meine Versuche ergaben das gleiche Resultat. Es ließen sich durch verschiedene Eingriffe, die die Nährsalzaufnahme fördern, die Assimilation dagegen herabsetzen, typische Schwimmblätter auf dem Lande erreichen. Freilich waren diese, wie diejenigen in den Versuchen von Glück, etwas kleiner als im Wasser gebildete. In der Struktur zeigten sie aber vollkommene Übereinstimmung. Auch auf dem Lande starben die Schwimmblätter bald ab; nie gelang es, mehr als acht an einem Sproß hervorzurufen. Die meisten Pflanzen fangen nach einiger Zeit in der feuchten Luft an zu faulen, wenn nicht für eine häufige Erneuerung der Luft unter den Glocken gesorgt wird.

Am sichersten lassen sich Schwimmblätter auf dem Lande erzielen, wenn man lebhaft wachsende Pflanzen durch Abschneiden der oberirdischen Triebe erschöpft und dann in warmer, feuchter Luft zum Neuaustreiben veranlaßt. Den neugebildeten Sprossen steht dadurch ein unverhältnismäßig großes Wurzelsystem zur Verfügung; da die Rhizome bei kräftig wachsenden Pflanzen nicht reich an Reservestoffen sind, muß das zu einem Überwiegen der Nährsalze führen. Interessant ist, daß die Endknospe, falls sie erhalten bleibt, weiterhin Landblätter bildet, während an den Seitenachsen Schwimmblätter entstehen. Die Endknospe scheint sich wie vielfach unter günstigeren Ernährungsverhältnissen zu befinden als die Seitenknospen, denen sie wahrscheinlich einen Teil der Nährstoffe entzieht.

Abschneiden der Blätter statt der ganzen Triebe bewirkt aus dem gleichen Grund einen Rückschlag zum Schwimmblattstadium. Freilich müssen dazu auch die ersten neu entwickelten Blätter entfernt werden, da diese schon zu weit vorgebildet waren, um durch die neuen Verhältnisse beeinflußt zu werden. Auf die gleiche Weise bekam übrigens Wächter bei verschiedenen Nymphaeaceen Wasserblätter, nachdem

schon Schwimmblätter gebildet waren. Nach Hervorbringung einiger Schwimmblätter, anscheinend wenn die Pflanzen genügend erstarkt sind, kehren sie zur Landblattbildung zurück, wenn die Beleuchtung nicht allzu schwach gehalten wird.

In den meisten Fällen bekommt man nur Übergangsformen zwischen beiden Blattarten, mit annähernd gleicher Zahl Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Besonders treten solche Blätter auf, wenn den Pflanzen keine Bodenwärme zugeführt wird. Im erwärmten Substrat ist die Entwicklung des Wurzelsystems 2—3 mal so mächtig wie im kühlen.

Ließ sich auf diese Weise die Unabhängigkeit der Schwimmblätter vom Wasser als umgebenden Medium nachweisen, so ließen sich umgekehrt auch Landblätter unter Wasser erzielen. Bei hellem, sonnigen Wetter gelingt das schon im Freien, wenn man den Sproß 10—15 cm unter dem Wasserspiegel so befestigt, daß er nur parallel zu diesem weiterwachsen kann. Meistens ist dazu aber eine künstliche Dauerbelichtung notwendig. Die neugebildeten Blätter sterben bald ab, besonders wenn die Temperatur des Wassers über 16° ansteigt. Landpflanzen fuhren unter diesen Verhältnissen noch wochenlang nach Versetzen in Wasser mit der Entwicklung von Luftblättern fort, obgleich lebhaftes Wachstum stattfand. Dagegen gelang es nicht, Sprosse mit Schwimmblättern unter Wasser zur Landblattbildung zu veranlassen. Anscheinend genügten die 3—5 gleichzeitig vorhandenen Blätter nicht zur Beschaffung der für die Ausbildung der höheren Blattform nötigen Assimilate, obgleich sie dank ihrer oft noch nachträglich verlängerten Stiele auf dem Wasser schwammen, und nur die Endknospe unter Wasser war.

Marsilia quadrifolia.

Die Fähigkeit, bei Versenken in Wasser Schwimmblätter zu bilden, besitzen auch verschiedene Arten der zu den Hydropterideen gehörigen Gattung Marsilia. Besonders plastisch in dieser Beziehung ist Marsilia quadrifolia, für die Hildebrand und Braun, der die Marsilien zuerst genauer untersuchte, diese Tatsache feststellten. Hanstein beschränkte sich im wesentlichen auf die Klarlegung der Keimungsgeschichte.

Braun beobachtete, daß die Marsilien im Verlauf ihrer Entwicklung „vier verschiedene Abstufungen grüner (laubartiger) Blätter“ produzieren. Aus der Spore, deren Keimung nur in Wasser erfolgt, geht zunächst ein pfriemförmiges Keimblatt hervor, auf das „untergetauchte Primordialblätter in ungefähr bestimmter Zahl“ folgen. Bei M. quadrifolia sollen es 5—6 sein, bei anderen Arten mehr oder weniger. Doch ver-

mehrt sich ihre Zahl, wie Braun richtig beobachtete, mit zunehmender Wassertiefe. Die aufrechtstehende Spreite ist bei den ersten Primärblättern einfach, bei den folgenden 2—4teilig, immer aber deutlich gegen den kurzen, dicken Stiel abgesetzt. Diese Blätter stehen dicht beieinander, da die später eintretende Streckung der Internodien zwischen ihnen noch nicht erfolgt. Spaltöffnungen tragen sie nach Brauns Angaben nur auf der Oberseite. Die in meinen Kulturen auftretenden Primärblätter, die freilich nicht an Keimpflanzen entstanden, sondern als Rückschlagsbildungen aufzufassen sind, verhielten sich in dieser Beziehung etwas anders, während sie sonst völlig mit Brauns „Primordialblättern" übereinstimmten. Auf dem ungeteilten Blatt fanden sich nur vereinzelte Spaltöffnungen, aber auf Ober- und Unterseite gleich viel. Mit der Teilung der Spreite geht eine erhebliche Vermehrung der Spaltöffnungen einher, so daß die 4teiligen Blättchen auf der gleichen Fläche etwa dreimal so viel tragen wie die ungeteilten, aber auch auf beiden Seiten gleichmäßig verteilt. Im übrigen sind sie nahe an der Spitze zahlreicher als an der Blattbasis. Während auf den ungeteilten Primärblättern die Konturen der Epidermiszellen ziemlich gradlinig verlaufen, sind sie bei den späteren stärker gebuchtet; immer aber sind die Zellen in der Richtung der Längsachse gestreckt. Diese Blätter führen noch nicht die Schlafbewegungen der späteren Luftblätter aus.

Auf die Primärblätter folgen Schwimmblätter in unbestimmter Zahl. In seichtem Wasser kann ihre Zahl bis auf 1 reduziert werden, während andrerseits Pflanzen in tiefem Wasser ganz auf diesem Stadium stehen bleiben können. Gewöhnlich gehen sie aber nach einiger Zeit zur Bildung von Luftblättern über. Auf dieser Entwicklungsstufe beginnt auch die Verzweigung der Rhizome; die Seitenachsen fangen häufig wieder mit 2—3 Primärblättern an. Die Schwimmblätter haben die typische Spreite der Marsilien mit 4 triangulären, vorn abgerundeten Segmenten, die aber etwas größer und relativ breiter als bei den Luftblättern sind und außerdem durch einen langen, schwanken Stiel auf der Oberfläche schwimmend erhalten werden.. Der Stiel ist befähigt, durch erneutes Wachstum oder Biegung sich Schwankungen in der Höhe des Wasserspiegels anzupassen. Während bei den Primärblättern die Entwicklung mit der Spreite beginnt, bleibt diese bei den Schwimmblättern lange klein und wird von der Entwicklung des Stieles überholt. Die Schwimmblätter tragen Spaltöffnungen nur auf der Oberseite, und zwar nach Angaben von Braun 2—3, nach Hildebrand sogar 3—4mal so viel auf der gleichen Fläche wie das Luftblatt, bei dem sie ungefähr gleichmäßig auf beide Seiten verteilt sind. Goebel beobachtete

nicht die gleiche Steigerung; bei meinen Pflanzen fand ich die Zahlen sehr schwankend, doch nie eine Steigerung über das Dreifache und auch das nur bei sehr gut beleuchteten Kulturen. Goebel stellte fest, daß sich auch auf der Unterseite am Rande einige Spaltöffnungen finden, die im Gegensatz zu den übrigen senkrecht zur Richtung der Blattnerven stehen, und wahrscheinlich als Wasserspalten dienen. Während bei den Schwimmblättern die Schließzellen in gleicher Ebene mit den Epidermiszellen liegen, sind sie bei den Luftblättern etwas eingesenkt und von den Nebenzellen überwallt. Daß das nicht für alle Arten zutrifft, zeigte Hildebrand bei M. Drummondii. Außerdem sind die Hautzellen der Schwimmblätter kleiner und schwächer gebuchtet als diejenigen der Landform und ebenfalls in der Richtung der Nerven, d. h. der Längsrichtung der Blättchen gestreckt.

Hildebrand beobachtete, daß bei Versenken von Rhizomen von M. quadrifolia unter Wasser eine üppige Entwicklung der Sprosse eintrat, und daß zahlreiche schwimmende Blätter entstanden, die in allem den charakteristischen Bau der früheren Schwimmblätter wiederholten; ebenso bei M. pubescens und elata. Braun und später Glück bestätigten diese Beobachtung und fanden das gleiche auch bei anderen Arten, wie M. diffusa, deflexa, Brownii, Ernesti, picta, polycarpa, macra und Drummondii. Glück nimmt deshalb, wohl mit Recht, an, daß alle Marsilia-Arten zur wiederholten Schwimmblattbildung befähigt sind, wenn auch mit verschiedener Leichtigkeit.

Hildebrand suchte das Auftreten von Schwimmblättern bei in Wasser versenkten Landpflanzen, das er außer bei Marsilia auch bei Polygonum amphibium und Sagittaria sagittifolia beobachtete, durch die Annahme zu erklären, daß diese Arten von ursprünglich untergetaucht lebenden Pflanzen abstammen, und daß „diese Veränderung des Mediums bei gewissen Pflanzen angeerbte latente Eigenschaften wieder zum Vorschein bringen kann", und sieht darin einen Beweis der Deszendenztheorie. Auch Mer sprach der Vererbung einen gewissen Einfluß auf die Blattbildung amphibischer Pflanzen zu. Braun dagegen sieht in dem Vorkommen von Spaltöffnungen auf den Primärblättern, in der Tatsache, „daß bei Versenken älterer Pflanzen in Wasser der Übergang zur Bildung echter Schwimmblätter nicht immer mit gleicher Leichtigkeit, bei manchen Arten gar nicht erfolgt", einen Hinweis auf die Abstammung von landbewohnenden Farnen. Er folgert weiter, „daß die Verschiedenheiten der Land- und Schwimmblätter sich nicht bloß in passiver Weise aus der Einwirkung des umgebenden Mediums erklären lassen, sondern

auf einer angeborenen Eigenschaft, einer den unentbehrlichen äußeren Lebensbedingungen angepaßten spezifischen Begabung beruhen".

Goebel wies später durch seine Versuche nach, daß die verschiedenen Blattformen ähnlich denen anderer heterophyller Gewächse unabhängig von dem Medium sind und sich durch geeignete Kulturbedingungen jederzeit ineinander umwandeln lassen. Die Methode war ähnlich wie in analogen Fällen. Blattlos überwinterte Rhizome von M. quadrifolia wurden in feuchter Luft und bei 30° Bodenwärme zum Austreiben veranlaßt und bildeten dann zahlreiche Schwimmblätter. Kontrollpflanzen ohne Bedeckung mit Glasglocken und ohne Bodenwärme entwickelten echte Landblätter; die Rhizome konnten also nicht zur Wasserblattbildung induziert sein. Nach einigen Wochen brachten die Pflanzen der Feuchtkulturen ebenfalls Luftblätter; „offenbar waren sie jetzt erstarkt und hatten deshalb anders reagiert als die im blattlosen Zustand angetriebenen", eine Reaktionsänderung, die bei Polygonum amphibium auch zuweilen eintrat. An Seitensprossen traten zuweilen Primärblätter auf, wie es auch Braun gelegentlich beobachtete.

Goebel erklärt das Auftreten der Schwimm- und Primärblätter auf dem Land als einen Rückschlag zur Jugendform; „daß auch hier es in erster Linie auf das Verhältnis der Assimilate zu den Aschenbestandteilen ankommt, ist aus Analogiegründen kaum zu bezweifeln".

Eine Wiederholung dieser Versuche zeigte ein eigenartiges Verhalten der hiesigen M. quadrifolia. Wurden nämlich gut bewurzelte und kräftig treibende Pflanzen unter Wasser gebracht, so traten schon nach 3—5 Tagen an den neuaustreibenden Seitenachsen vierteilige Primärblätter auf, etwas später auch an der Hauptachse. Das Wachstum ist lebhaft; die Rhizome wachsen über den Topf heraus und fluten frei im Wasser. Die Verzweigung dieser Sprosse ist spärlich, während sie im Substrat reichlich eintritt. Es machte dabei keinen Unterschied, ob die Pflanzen entblättert oder unverletzt eingesetzt wurden. Im letzteren Fall sterben die Luftblätter nach einiger Zeit ab. Durch Entfernen der meisten neugebildeten Blättchen konnte die Blattbildung auch bis auf die Stufe der ungeteilten Primärblätter herabsinken.

Nach einiger Zeit, anscheinend wenn die Pflanzen genügend erstarkt sind, fingen die Endknospen an der Hauptachse und den kräftigsten Seitenachsen an, Schwimmblätter zu bilden, während an den übrigen Sprossen die Primärblattbildung weiter geht. Zwischen den letzteren zeigt sich häufig noch insofern ein Unterschied, als an den Seitenachsen 1. Ordnung vorwiegend vierteilige, an denen höherer Ordnung ungeteilte und zweiteilige Blättchen auftreten. Durch Abschneiden der Endknospen

konnten auch schwächere Seitenachsen zur Schwimmblattbildung veranlaßt werden, und zwar meistens diejenigen, die der Schnittfläche am nächsten stehen. Es scheint, als ob auch hier die Endknospe die Nährstoffversorgung der Seitenknospen hemmend beeinflußt. Im Gegensatz zu Brauns Angabe von der sprungweisen Entwicklung waren in meinen Kulturen die Schwimmblätter häufig durch Übergangsformen mit den Primärblättern verbunden; während die Spreite außer einer bedeutenden Größenzunahme unverändert bleibt, verlängert sich der ursprünglich kurze derbe Stiel so stark (bis 32 cm), daß die Blattfläche auf dem Wasserspiegel schwimmt.

Die Zahl der gebildeten Schwimmblätter ist ganz unbestimmt und von den Kulturbedingungen abhängig. Meist werden sie nach einiger Zeit von Luftblättern abgelöst. Auch jetzt geht die Primärblattbildung an den Seitenachsen fort. Kräftige Seitenknospen können, wenn schon anderweitig genügend Luftblätter gebildet sind, direkt von der Primärblatt- zur Schwimmblattbildung übergehen. In den meisten Fällen freilich sind die beiden Blattformen durch Schwimmblätter miteinander verbunden.

Dieses ungewöhnliche Verhalten zeigte aber nur die M. quadrifolia des Münchner Botanischen Gartens, während andere Marsilien der gleichen Art, die mir von den Botanischen Gärten in Göttingen und Erlangen freundlich zur Verfügung gestellt wurden, ebenso die hiesige M. Drummondii und diffusa, die normale Schwimmblattbildung bei Versenken in Wasser zeigten. Die meisten Kontrollversuche wurden mit dem Erlanger Material ausgeführt, da die Göttinger Pflanzen hier nicht recht gedeihen wollten.

Glück gibt für M. hirsuta als einzige ein ähnliches Verhalten an. Eine Verwechselung mit dieser Art dürfte wohl ausgeschlossen sein, da einerseits ein Vergleich mit den Pflanzen aus Göttingen und Erlangen und mit Herbarmaterial völlige Übereinstimmung zeigte, und da andererseits die für M. hirsuta charakteristischen „1—1,5 mm dicken Knöllchen, die an den Internodien meist gruppenweise zusammenstehen", sich an meinen Pflanzen nicht fanden.

M. quadrifolia wird im hiesigen Botanischen Garten als Landform kultiviert, im feuchten Boden, so daß die Blätter nie unter Wasser geraten. Braun gibt an, daß bei ständiger Kultur als Landform M. quadrifolia nie fruktifiziert, also offenbar eine Schädigung erfährt. Anscheinend lag also bei meinen Versuchen ein Material vor, das durch jahrelange unnatürliche Wachstumsbedingungen geschwächt ist und deshalb bei Versenken in Wasser auf eine niedrigere Blattform zurück-

schlägt als völlig gesunde Pflanzen. Für diese Annahme könnte auch sprechen, daß die Pflanzen des Freilandes in diesem Frühjahr gar nicht mehr austrieben, während die unter gleichen Bedingungen überwinterten M. Drummondii und M. macropus keine Schädigung zeigten.

Es wurden nun zahlreiche Versuche angestellt, um die für den Rückschlag auf die Primärblattform maßgebenden Faktoren näher zu analysieren. Sie sind im allgemeinen den für die anderen Objekte beschriebenen ähnlich.

Wie bei Myriophyllum brasiliense zeigt sich auch hier ein Einfluß der Wassertiefe auf die Blattbildung nur bei ausschließlich vertikalem Lichteinfall. Unter solchen Verhältnissen bleiben die Rhizome schon in 45 cm Wassertiefe ständig auf dem Primärblattstadium stehen, während allseitig belichtete noch in 65 cm tiefem Wasser Schwimmblätter bilden. Der relativ geringe Durchmesser der Kulturgefäße erlaubt in diesem Falle einen genügenden Lichtzutritt von den Seiten. Freilich bringen es in solchen Tiefen nur kräftige Exemplare zur Bildung echter Schwimmblätter; bei andern erreichen die Spreiten wegen unzureichendem Wachstum des Stieles nicht die Oberfläche, zeigen aber sonst den typischen Bau der Schwimmblätter. Ständige Beleuchtung mit einer 200 Wattlampe veranlaßt schon nach 5—8 Tagen eine Verlängerung der Stiele bis zur Oberfläche. In diesen Versuchen waren die Kulturgefäße von außen erleuchtet, während sonst die Lampe immer direkt ins Wasser eingeführt wurde. Nach 4—6 Wochen bilden sich auch einige submers bleibende Luftblätter, deren Stiel aber keine Verlängerung gegenüber den normalen zeigte.

Analog wie in den früheren Versuchen dürfte auch hier die hemmende Wirkung der Wassertiefe durch die Verminderung der Lichtintensität bedingt sein. Damit würde übereinstimmen, daß während der trüben Wintermonate selbst in Wassertiefen von nur 20 cm ausschließlich Primärblattbildung stattfand; bei Eintritt des Frühlings dagegen sofort Schwimmblätter und später Luftblätter auftraten. Durch künstliche Beleuchtung ließen sich auch im Winter jederzeit Schwimmblätter hervorrufen. Die Unterdrückung der Schwimmblattbildung beobachtete Glück ebenfalls im Winter, bei Kulturen von M. hirsuta in 30—40 cm Wassertiefe; „mit Beginn der wärmeren Jahreszeit begann die Bildung von Übergangsblättern, auf die rasch die normalen Schwimmblätter folgten". In 70 cm tiefem Wasser verharrten sie dagegen auch im Sommer auf dem Primärblattstadium; „nur ganz vereinzelt traten in den Kulturen an dem Ende der größeren Achsen Übergangsblättchen mit drei- oder vierlappiger Spreite auf, während ein Versuch zur Schwimmblattbildung nicht gemacht worden ist".

Das Erlanger Material bildete unter den gleichen Verhältnissen normale Schwimmblätter, doch war auch bei ihm im Winter eine deutliche Verlangsamung der Vegetation zu bemerken.

Kaltes Wasser beeinflußt die Blattform nicht. Dagegen kommt es in 30—35° warmem Wasser, auch bei starker künstlicher Beleuchtung, nicht zur Bildung von Schwimmblättern. Die Entwicklung der meist vierteiligen Primärblätter ist dagegen äußerst lebhaft, und sie erreichen das Doppelte bis Dreifache der normalen Größe. Anscheinend bedingt dies einen so raschen Verbrauch der Assimilate, daß deren Konzentration nicht zur Bildung der höheren Blattform ausreicht. Die Erlanger Pflanzen wurden durch solche Wassertemperaturen offenbar geschädigt und gingen nach Hervorbringung einzelner der von Goebel beschriebenen „Wasserblätter" bald zugrunde. Diese Wasserblätter bleiben submers; sie haben schmalere Fiedern mit nur vereinzelten Spaltöffnungen auf der Oberseite. Dagegen ist das Interzellularsystem mächtig entwickelt. Nur die kräftigsten Erlanger Pflanzen brachten es zur Bildung einiger kümmerlicher Schwimmblätter.

Zusatz von 0,001 % Kupfersulfat verursacht lebhafte Entwicklung ungeteilter Primärblätter, dagegen verzögert es die Schwimmblattbildung. In solchen Kulturen traten nie Luftblätter auf, auch wenn die Wasserhöhe nur 15 cm betrug. Einzelne der schwimmenden Blätter trugen freilich auch auf der Unterseite zahlreiche Spaltöffnungen, doch wurden sie nicht über den Wasserspiegel erhoben, obgleich die Länge der freilich zarten Stiele das Doppelte der Wassertiefe betrug. Bei dem Erlanger Material verursachte das Kupfer die Bildung zahlreicher „Wasserblätter"; auch hier kam es nicht zu Bildung echter Luftblätter. Offenbar wirkt das Cu schädigend; stärkere Konzentrationen als 0,003 % wirkten bei beiden Formen tödlich.

Wurden Pflanzen des hiesigen Materials ca. 10 cm tief in Wasser gesetzt, so daß der Hauptteil der Blätter in der Luft verblieb, so bildeten sich nur an einigen Seitenachsen 2.—3. Ordnung einzelne Primärblätter aus, während im übrigen weiter Luftblätter gebildet wurden. Da die Assimilation durch die geringe Wassertiefe nicht beeinträchtigt wurde, blieben anscheinend die inneren Bedingungen unverändert, außer in den genannten Seitenachsen, die einerseits durch das Wasser zum Austreiben veranlaßt wurden, sich aber andererseits unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen als die Hauptachsen befanden.

Auch durch Kultur in feuchtem Raum wird die Entwicklung gefördert. Gleichzeitig tritt eine bedeutende Streckung der Internodien ein, bis auf 11,8 cm, während die normale Länge 1,5—3 cm beträgt.

Wurde ein solcher Sproß 27 cm tief unter Wasser geleitet, während die Stammpflanze auf dem Lande verblieb, so wurden normale Schwimmblätter gebildet, solange die lebendige Verbindung mit der Stammpflanze erhalten blieb, und wenn durch Entzug des Substrates oder durch Beschneiden eine üppige Verzweigung des Ausläufers verhindert wurde. An Seitenachsen bildeten sich sonst Primärblätter. Anscheinend findet eine Leitung von Assimilaten von der Mutterpflanze, die sich indessen nur langsam weiterentwickelt, in den Ausläufer statt. Sobald die lebendige Verbindung unterbrochen wird, was stets nach einiger Zeit eintritt, wenn das Verbindungsstück nicht durch Sphagnum feucht gehalten wird, so sinkt der Ausläufer auf das Primärblattstadium zurück, außer wenn vorher schon zahlreiche Schwimmblätter gebildet waren, die die nötige Menge von Assimilaten beschaffen konnten.

Ausläufer von Erlanger Pflanzen bildeten unter den gleichen Verhältnissen nach 1—3 Schwimmblättern wieder echte Luftblätter.

Der Rückschlag auf das Primärblattstadium nach Versenken in Wasser konnte bei der Münchener M. quadrifolia auch dadurch verhindert werden, daß die betreffenden Pflanzen vor Beginn des Versuches 10—14 Tage der Beleuchtung einer 200 Wattlampe auf 40 cm Entfernung ausgesetzt wurden, während gleichzeitig durch Beschneiden einer allzu üppigen Entwicklung vorgebeugt wurde. Auch im Wasser mußte das Austreiben der Seitenachsen verhindert werden, damit nicht durch die lebhafte Blattbildung die infolge der Beleuchtung gespeicherten Reservestoffe erschöpft wurden, ehe die Bildung einer genügenden Anzahl Schwimmblätter die hinreichende Produktion von Assimilaten garantierte.

Wurden Rhizome mit Primärblättern aus dem Wasser auf das Land gebracht, so gingen die ausgebildeten Blätter zugrunde, wenn nicht für ausreichenden Transpirationsschutz gesorgt wurde. Es werden zunächst auch weiterhin Primärblätter gebildet, die sich nur durch den Besitz einer derberen Cuticula und durch deutlichere Ausbildung des Palisadenparenchyms von den im Wasser gebildeten unterscheiden. Nach einiger Zeit, deren Dauer von der Helligkeit abhängig ist, gehen sie ohne vorherige Schwimmblattbildung zur Entwicklung von Luftblättern über. Es wird hier also, ebenso wie unter bestimmten Bedingungen im Wasser eine Entwicklungsstufe übersprungen. Kontrollpflanzen in Wasser fuhren währenddessen mit der Bildung von Primärblättern fort. Durch Abschwächung der Lichtintensität und durch Zuführung von Bodenwärme im feuchten Raum ließen sich solche Pflanzen auch auf dem Land auf dem Primärblattstadium zurückhalten. Die Weiter-

entwicklung ist dann sehr langsam. Das Substrat ist insofern von Bedeutung, als solche Böden, in denen gute Bewurzelung stattfindet, die Ausbildung der Primärblätter begünstigen.

All diese Versuche ließen die Bedeutung des Lichtes und der davon abhängigen Assimilation für die Ausbildung der höheren Blattform deutlich erkennen. Es wurde weiterhin versucht, durch Abschwächung dieser Faktoren und gleichzeitige Förderung der Nährsalzaufnahme Schwimmblätter auf dem Lande zu erzielen, wie es Goebel wiederholt gelang.

Da Goebel ausschließlich mit überwinterten Rhizomen arbeitete, wurde, um einen etwaigen Einfluß der Periodizität auszuschließen, besonderer Wert darauf gelegt, das gleiche an kräftig treibenden Pflanzen im Sommer zu erreichen. Die Methode blieb aber die gleiche, d. h. die Pflanzen wurden unter durch Sphagnum feucht gehaltenen Glasglocken gezogen, bei ca. 30° Bodenwärme in einem mäßig hellen Gewächshaus. Dabei stellte sich, wie zu erwarten, ein wesentlicher Unterschied in dem Verhalten des Münchner und Erlanger Materials heraus. Während es auf die angegebene Weise bei ersterem bei einiger Sorgfalt relativ leicht gelang, Schwimmblätter, an Seitenachsen auch vierteilige Primärblätter zu erzielen, mußte für die Erlanger Pflanzen das Licht noch weiter abgeschwächt werden, wobei dann freilich die meisten Pflanzen eingingen. Primärblätter auf dem Lande bekam ich, bei den Exemplaren aus Erlangen nur zweimal, dagegen wiederholt die oben beschriebenen Wasserblätter.

Der Rückschlag zur Jugendform gelingt auch in diesem Falle leichter, wenn die Pflanzen vor Beginn des Versuches entblättert werden. Es steht dann, wie in den analogen Versuchen bei Polygonum, den Sprossen ein unverhältnismäßig großes Wurzelsystem zur Verfügung, das zu einem Überwiegen der Aschenbestandteile und damit zur Ausbildung der Jugendform führt. Vorbedingung zum Gelingen ist aber, wie bei allen solchen Versuchen, die größte Sorgfalt und Aufmerksamkeit in der Behandlung der Kulturen. Sonst bekommt man statt gesunder Jugendformen nur kümmerliche, schnell absterbende Pflanzen, die zu keinen Reaktionen mehr befähigt sind.

Übrigens bestätigte sich auch Goebels Beobachtung, daß die auf dem Lande gebildeten Schwimmblätter nicht die Schlafbewegungen der Luftblätter ausführen; da es hier nicht durch Adhäsion an den Wasserspiegel bedingt sein kann, muß es auf „inneren Ursachen“ beruhen.

Zusammenfassung.

Die Versuche mit Polygonum amphibium, Proserpinaca palustris, Limnophila heterophylla, Marsilia quadrifolia und Myriophyllum brasiliense ergaben durchaus eine Bestätigung der von Goebel und Klebs vertretenen, später von Vischer, Lakon und Riede erhärteten Ansicht von der Bedeutung des Verhältnisses der organischen zu den anorganischen Nährstoffen für die Entwicklung der Pflanze. Überwiegen der Assimilate führt zur Ausbildung von Landblättern, die als die höhere Blattform aufzufassen sind. Dagegen bedingt Überschuß an Nährsalzen Hemmung und Rückkehr zur Schwimm- und Wasserblattbildung, die die anatomische Jugendform darstellt. Das Nährstoffverhältnis läßt sich durch Veränderung der Außenfaktoren nach beiden Seiten verschieben. Gute Beleuchtung, Hemmung allzu rascher Blattbildung veranlaßt Anreicherung an Assimilaten und ermöglicht dadurch die Ausbildung der Landblätter auch unter Wasser. Umgekehrt führt Anregung der Wurzeltätigkeit durch Bodenwärme und Begießen mit Nährlösungen bei gleichzeitiger Hemmung der Assimilation durch Entfernen der Blätter infolge Überwiegen der Aschenbestandteile zur Ausbildung der Wasserform auch auf dem Lande. Für den Endeffekt ist es gleichgültig, durch welche äußeren Veränderungen die „inneren Bedingungen" für die Ausbildung einer bestimmten Blattform hergestellt werden. Die Pflanze erreicht das gleiche wahrscheinlich auf einem ganz anderen Wege als der Experimentator.

Ein direkter Einfluß des Mediums findet nicht statt, sondern nur eine Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge. Die starke Herabminderung der Lichtintensität ist wahrscheinlich der maßgebende Faktor für die Entwicklung der Wasserformen. Jedenfalls ließ sich eine weitgehende Abhängigkeit der Blattformen vom Licht nachweisen. Auch die Periodizität in der Blattbildung von M. quadrifolia und Myriophyllum brasiliense ist anscheinend durch die mit den Jahreszeiten wechselnde Helligkeit bedingt.

Zusatz von Metallsalzen zum Wasser wirkt im allgemeinen giftig; nur bei Proserpinaca erfolgt dadurch ein Reiz zur Ausbildung der höheren Blattform.

Wie die Verschiebung des Nährstoffverhältnisses auf die chemischen und physikalischen Vorgänge in den Zellen am Vegetationspunkt wirkt, darüber können wir uns bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse keine Vorstellungen machen. Sicher ist nur, daß die früher viel-

fach betonte zweckmäßige Anpassung an das Medium bei den amphibischen Pflanzen nicht besteht, daß vielmehr durch die äußeren Faktoren Reaktionen hervorgerufen werden, „die zweckmäßig sein können, aber es nicht zu sein brauchen".

Literatur.

Aderhold, Zur Frage der Wirkung des Cu auf die Pflanze. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24, 1906.

Askenasy, E., Über den Einfluß des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Bot. Ztg. 1870.

Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie I, 1924; II, 1923.

Benjamin, Zur Phyllogenese. Bot. Ztg. 1850.

Borodin, J., Über den Bau der Blattspitze einiger Wasserpflanzen. Bot. Ztg. 1870.

Brand, Über die drei Blattarten unserer Nymphaeaceen. Bot. Centralbl., Bd. 57, 1894.

Braun, A., Über Marsilia und Pilularia. Monatsber. d. Kgl. Akademie d. Wiss. z. Berlin 1863.

— Neuere Untersuchungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. usw. 1870.

— Nachträgliche Mitteilungen über die Gattungen Marsilia und Pilularia. Monatsber. usw. 1872.

Burns, G., Heterophylly in Proserpinaca palustris. Annals of Botany 1904.

Costantin, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. d. Sciences Nat. 1884.

— Observations critiques sur l'epiderme des feuilles des vegetaux aquatiques. Bull. de la Soc. Bot. de France 1885.

— Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. d. Sciences Nat., 1886.

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen 1913.

Devaux, M., Du mecanisme des echanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées. Ann. d. Sciences Nat. 1889.

Drechsel, O., Zur Kenntnis der sog. oligodynamischen Erscheinungen. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. 1921.

Esenbeck, Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus. Flora 1914.

Ewert, R., Weitere Untersuchungen über die physiologische Wirkung der Kupferkalkbrühe auf die Pflanze. Ber. d. D. Bot. Ges. 1905.

— Zur Frage der Kupferwirkung auf die Pflanze. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906.

Familler, Die verschiedenen Blattformen von Campanula rot. Flora 1900.

Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. D. Bot. Ges. 1907.

Forel, Le Leman II, 1895; III, 1904.

Frank, Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. Cohn, Beiträge 1875.

Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1905, 1906, 1911, 1924.

Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880.

— Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk, Handbuch d. Botanik III, 1, 1884.

— Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889.

— Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1891.

— Über die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora 1895 und 1896.

— Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität. Flora 1896.

— Über Jugendformen von Pflanzen und ihre künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. bayr. Akad. math.-phys. Klasse 1896.

— Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen. München 1898.

— Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biolog. Centralbl. 1905.

— Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig und Berlin 1908.

— Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., I, Jena 1913; II, 1918.

Hanstein, Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia. Pringsheim, Jahrb. 1865—66.

Hegelmaier, Über verschiedene Entwicklungserscheinungen an jugendlichen Teilen einiger Wassergewächse. Bot. Ztg. 1871.

Hildebrand, Über die Schwimmblätter von Marsilia usw. Bot. Ztg. 1870.

Irmisch, Über Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris, Comarum. Bot. Ztg., 1861.

Iwanoff u. Thielmann, Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen. Flora 1923.

Janson, Über die Inhaltkörper der Myriophyllum-Trichome. Flora 1918.

Karsten, Über die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Bot. Ztg. 1888.

Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

— Über Probleme der Entwicklung. Biolog. Centralbl. 1904.

Lakon, Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum. Flora 1918.

Lewakoffski, Zur Frage über den Einfluß des Mediums auf die Form der Pflanzen. Gelehrte Schriften d. Kaiserl. Univ. in Kasan 1873, ref. Justs Bot. Jahresber. 1873.

Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. wiss. Bot. 1902.

Linsbauer, Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien 1905.

Magnus, Einige Bemerkungen zu dem Aufsatz von Herrn Borodin „Über den Bau usw." Bot. Ztg. 1871.

Massart, L'accommodation individuelle chez Polyg. amphib. Bull. de Jardin Bot. de l'État à Bruxelles 1902.

Mc. Callum, On the nature of the stimulus causing the change of form and structure in Pros. pal. Bot. Gazette 1902.

Mer, Recherches sur les anomalies de dimension etc. Bull. de la Soc. Bot. de France 1875.

Mer, Des modifications de forme et de structure que subissent les plantes suivant etc. Bull. Soc. Bot. de France 1880.
— De quelques nouveaux exemples relatifs etc. Bull. Soc. Bot. de France 1882.
Moebius, Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. Biolog. Centralbl. 1895.
Neger, Biologie der Pflanzen 1913.
Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903 u. 1912.
Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen III. Jena 1923.
Perrot, Sur les organes appendiculaires etc. Journal de Bot. 1900.
Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, Leipzig 1897; II, 1904.
Pick, Einfluß des Lichtes auf das Assimilationsgewebe. Bot. Centralbl. 1882.
Raciborski, Über die Inhaltkörper der Myriophyllumtrichome. Ber. d. D. Bot. Ges. 1893.
Riede, Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora 1921.
Ruhland, Zur Kenntnis der Wirkung des unlösl. bas. Cu usw. Arb. a. d. Biolog. Abt. f. Land- u. Forstwirtschaft 1904.
Rumm, Zur Kenntnis der Giftwirkung der Bordeauxbrühe usw. Ber. d. D. Bot. Ges. 1895.
Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882.
— Metamorphosen und Phylogenie. Flora 1894.
Schenk, Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1884.
— Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
— Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. Bot. 1887.
Schramm, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912.
Schröter u. Kirchner, Die Vegetation des Bodensees. Lindau 1896.
Sierp, Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biolog. Centralbl. 1918.
Snell, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme von Wasserpflanzen. Flora 1908.
— Der Transpirationsstrom der Wasserpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1912.
Szücs, Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913.
Vischer, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora 1915.
Voechting, Über den Einfluß niederer Temperatur auf die Sproßrichtung. Ber. d. D. Bot. Ges. 1898.
Wächter, Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora 1897, Bd. 83 u. Bd. 84.
Weiss, Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865.
Wettstein, R. v., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreich. Ber. d. D. Bot. Ges. 1900.

Beiträge zu Sterilitätsfragen

unter besonderer Berücksichtigung einiger „guter Arten", wie Secale montanum Gussone und verschiedener Iris.

Von **Emil Lowig.**

Mit 4 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf.)

Disposition.

	Seite
I. Theoretischer Teil: Das Problem der Sterilität im Pflanzenreich	62
A. Kreuzungssterilität	63
1. Totale Sterilität	64
2. Partielle Sterilität	71
B. Selbststerilität	71
II. Eigene Untersuchungen über die Sterilitätsverhältnisse bei Secale montanum und in der Gattung Iris	77
A. Secale montanum	77
1. Secale montanum als Stammform des Kulturroggens	77
2. Die Selbststerilität von Secale montanum	82
B. Die Gattung Iris	94
1. Die Pollensterilität von Iris pallida	95
2. Ergebnisse verschiedener Iriskreuzungen	96

I. Theoretischer Teil.

Das Problem der Sterilität im Pflanzenreich.

Eine Einteilung der Sterilität in verschiedene Gruppen, ausgehend von den Sterilitätsursachen, ist heute noch nicht möglich, da die Ursachen der Sterilität zum größten Teil nur vermutet, aber noch nicht bekannt sind. Ich versuchte deshalb eine Einteilung zu finden, indem ich vom Effekt ausging und kam zu folgendem Ergebnis:

A. Die Kreuzungssterilität.

Sterilität = Unfähigkeit aus den Sexualzellen entwicklungsfähige Zygoten zu bilden.

1. Totale Sterilität

umfaßt alle Fälle von Anomalien, die bei einer Pflanze eine entwicklungsfähige Zygote nicht zustande kommen lassen.

2. Partielle Sterilität
kommt hauptsächlich vor bei Kreuzungen, die teils fertile, teils sterile Nachkommenschaft erzeugen.

B. Die Selbststerilität.
Selbststerilität = Unfähigkeit aus den blüten-, individuen- oder kloneigenen Sexualzellen entwicklungsfähige Zygoten zu bilden.

A. Kreuzungssterilität.

Im folgenden gebe ich einen Überblick über die verschiedenen bis heute bekannten Möglichkeiten einer Sterilität im Pflanzenreich. Sterilität kann da definiert werden als „Unfähigkeit der Pflanzen, entwicklungsfähige Zygoten zu bilden".

G. K. Schneider (1917) definiert Sterilität als „Unfruchtbarkeit der Pflanzen oder Unfähigkeit, Sexualzellen auszubilden". Von dieser Definition werden aber alle die Fälle der Selbststerilität und der Sterilität schlechthin, wie sie W. Focke (1893, S. 415) z. B. von Hemerocallis flava anführt, nicht erfaßt. Focke bezeichnet nämlich[1]) „Hemerocallis flava als typischst selbststerile Pflanze, bei der eine Bestäubung mit Pollen vom eignen Stock stets ohne Erfolg sei, während durch Fremdbestäubung mit Leichtigkeit vollkommene Früchte erzeugt werden. Unter vollkommenen Früchten versteht er freilich nicht solche, die morphologisch normal gebildet sind. Die Samen müssen auch keimfähig und die Keimlinge lebensfähig sein. Er hat nämlich bei Hemerocallis gefunden, daß manche Keimlinge chlorophyllos sind (1892, S. 345 Anm.) und er vermutet (1893, S. 416), daß die betreffenden Samen autogamer Bestäubung entstammen".

Von einer „Unfähigkeit, Sexualzellen zu erzeugen", kann in diesem Falle keine Rede sein. Die Sexualzellen als solche können sehr wohl normal und gesund sein, während das Verschmelzungsprodukt, die Zygote, nicht entwicklungsfähig ist. Die Entwicklungshemmung wird entweder dadurch hervorgerufen, daß der Spermakern eine toxische Wirkung auf die Eizelle des eigenen Individuums ausübt oder in der Eizelle eine Giftwirkung auslöst; oder daß durch geringe Affinität der individueneignen Kerne Stoffwechselvorgänge gelähmt oder nicht ausgelöst werden.

Die mannigfachen, die Sterilität erzeugenden Ursachen lassen sich in zwei große Gruppen trennen. Und zwar umfaßt die erste Gruppe solche Ursachen, die eine totale Sterilität im Gefolge haben, und die

1) 1907. Ich führe hier das Zitat der Fockeschen Arbeit durch Jost an. Bot. Ztg.

zweite Gruppe diejenigen Ursachen, die nur zu partieller Sterilität führen.

1. Die totale Sterilität.

Wie in der Übersicht oben schon gesagt, gehören alle Fälle von Anomalien, die eine entwicklungsfähige Zygote nicht zustande kommen lassen, zu dieser Gruppe. Es bleibt dabei gleichgültig, ob nur eines der beiden Geschlechter anomal entwickelt ist oder ob beide degeneriert sind. Maßgebend für die Einordnung ist allein der Effekt, der sich in der Nichtproduktion einer entwicklungsfähigen Zygote äußert.

In allen Stadien der Entwicklung von Pollen und Embryosack, in allen Stadien der Bestäubung, Befruchtung und Entwicklung des Embryos können Erscheinungen zutage treten, die zur Sterilität führen.

a) Beiderlei Geschlechtszellen sind anomal entwickelt.

Für diesen Fall der Sterilität liefert Tischler einige Beispiele: Der Bastard Ribes Gordonianum weist sowohl sterile Pollenkörner als auch sterile Embryosäcke auf. Tischler gibt an, daß die Bildung der Pollentetraden „nahezu normal" war; aber daß die Pollenkörner nacheinander schrumpften und abstarben, während die Embryosäcke meistens in einem jungen Stadium zugrunde gingen. Von Cytisus Adami Poir., einer Chimäre aus Cytisus Laburnum L. und Cytisus purpureus Skop., sagt Tischler (1903a, S. 86), daß in erster Linie die Tapetenzellen und die Zellen des Embryosackes der Degeneration anheimfallen; es lassen sich an den Kernen des Embryosackinhaltes Absterbeerscheinungen feststellen, wie z. B. ein sehr großer Nukleolus in einem sehr armen Chromatinnetz.

Die Sterilität beider Geschlechter ist nach K. E. Becker (1920) auch bei einigen Prunaceen anzutreffen. An Stelle der Fruchtblätter treten häufig laubblattähnliche Gebilde, die keine Samenanlage und keinen Embryosack enthalten. Zuweilen wird ein Embryosack ausgebildet, geht aber zugrunde, da der Nucellus abstirbt und somit die Nahrungsaufnahme zur Weiterentwicklung abgeschnitten wird. Von einem Teil der Prunaceen vermutet K. Becker, daß er es mit Bastarden zu tun hatte; er schloß das aus der „Zurückbildung des Pollens und dessen anomaler Entwicklung".

Die anomale Entwicklung des Pollens genügt aber durchaus nicht zur Begründung des Bastardcharakters einer Pflanze, denn es ist heute bekannt, daß auch äußere Ursachen vor allem das Klima und die Ernährungsbedingungen, zur Sterilität einer Pflanze durch anomale Pollenausbildung Anlaß geben können.

Es kommen Fälle einer totalen Sterilität allerdings oft bei Bastarden vor. Tischler bezeichnet dann als Ursache dieser zytologischen Folgeerscheinungen den Bastardcharakter der Pflanzen oder die Tatsache, „daß zwei Sexualzellen zusammengetreten sind, die eine nicht identische Entwicklungstendenz besitzen, was sich als starke Harmoniestörung nach außen dokumentiert".

Die Bastardierung, vor allem die Artbastardierung, hat bei sonst guten Arten häufig eine mangelhafte, unregelmäßige Ausbildung der Geschlechtszellen zur Folge.

b) Beiderlei Geschlechtszellen sind normal entwickelt. Ein Hemmungsfaktor physikalischer oder chemischer Natur verhindert das Zustandekommen der Befruchtung oder die Entwicklung der Zygote.

Als physikalische, die Befruchtung verhindernde Einrichtungen sind vor allem histologische Anomalien im Bau des Fruchtknotens zu erwähnen. Nach Modilewski[1]) (1908) verholzen bei Elatostema sessile die Zellen der Fruchtknotenwandung über dem Integumentscheitel und bilden eine Art Kappe, die den Pollenschläuchen den Durchgang verwehren würde.

Über einen ähnlichen Fall berichtet M. Treub[2]) (1905) bei Elatostema acuminatum. Hier wird die Befruchtung verhindert durch „die Abwesenheit eines Griffelkanals, das Verwachsen der Ränder des inneren Integumentes und das dadurch bedingte Fehlen der Mikropyle". Der Bau des Fruchtknotens schließt die Möglichkeit einer Chalazogamie, wie sie von Alchimilla und Sibbaldia bekannt ist, aus; außerdem tritt die „frühzeitige Verholzung einer Zellscheibe oben im Fruchtknoten ein, die den Zugang zur Fruchtknotenhöhle absperrt".

Zuweilen wird die durch die eben beschriebenen Ursachen verloren gegangene sexuelle Zeugung durch einen anderen Reproduktionsprozeß ersetzt. Für Elatostema sessile z. B. wies Strasburger Apogamie nach. Nach der eingangs gegebenen Definition für Sterilität müssen aber auch solche Pflanzen als steril bezeichnet werden.

c) Eines der beiden Geschlechter ist anomal entwickelt.

aa) Die Anomalie der weiblichen Geschlechtszellen als Ursache der Sterilität.

Fälle, in denen die Sterilität einer Pflanze nur auf der anomalen Entwicklung der weiblichen Geschlechtszellen beruht, während der Pollen

1) Modilewski, J., 1908, S. 43 und Strasburger, E., 1910, S. 270.
2) Treub, M., 1905, S. 148 und Strasburger, E., 1910, S. 276.

normal entwickelt ist, sind meines Wissens noch nicht bekannt, wohl aber das Gegenteil, was darauf zurückzuführen ist, daß die männlichen Sexualzellen erfahrungsgemäß leichter und eher der Degeneration anheimfallen, entweder infolge äußerer Einflüsse (Kultur, Umwelt) oder durch innere Unstimmigkeiten (Bastardcharakter, morphologische oder physiologische Störungen), als die weiblichen.

bb) Anomale Entwicklung des Pollens als Sterilitätsursache[1]).

Die Pollensterilität macht sich zuweilen schon bei der ersten Kernteilung der Pollenmutterzellen bemerkbar, während deren Vorstadien normal erscheinen können. In der Regel äußern sich diese Anomalien darin, daß beim Auseinanderweichen der Chromosomen dieser Vorgang unregelmäßig verläuft. Ein Teil der Chromosomen gelangt erst sehr verspätet oder gar nicht zu den Polen und ist unter Umständen in der Lage, überzählige Kerne zu bilden, die die Funktionen der Zelle dann hemmend beeinflussen können. Die fertigen Pollenkörner machen meist einen degenerierten Eindruck und sind von ungleicher Größe. Tischler berichtet das z. B. von seinem sterilen Bryoniabastard. Ich konnte bei dem Pollen von Iris pallida dasselbe feststellen.

Der Pollen der von mir untersuchten Iris germanica enthielt nicht ein einziges normal entwickeltes Korn. Die Körner hatten ganz unregelmäßige Konturen und waren in keinem der angesetzten Versuche zum Keimen zu bringen, während die Pollenkörner von Iris ochroleuca, Iris sibirica und Iris pseudacorus unter den gleichen Bedingungen bereits nach 2 Stunden fast restlos gekeimt waren. Auf diese Verhältnisse bei der Gattung Iris werde ich des näheren im zweiten Teil meiner Arbeit zu sprechen kommen.

Ich möchte an dieser Stelle noch erwähnen, daß M. Koernicke früher in einer mir zur Einsicht überlassenen, noch unveröffentlichten Arbeit über die zytologischen Verhältnisse bei der Gattung Iris auch zu dem Ergebnis kam, daß die Pollensterilität bei Iris germanica und Iris pallida vor allem durch Unregelmäßigkeiten bei den Kernteilungen der Pollenmutterzellen hervorgerufen wird. In anderen Fällen kann aber, wie von Tischler schon bemerkt wurde, die Mitose selbst ganz normal verlaufen, während sich nach Ablauf der Tetradenteilung „Störungen in der Weiterentwicklung" bemerkbar machen. So zeigte der von Tischler untersuchte Correnssche Bastard Mirabilis Jalapa × Mira-

1) Vgl. hierzu die Zusammenstellung der bisher untersuchten Fälle bei Tischler in Linsbauers „Handbuch der Pflanzenanatomie" 1. Abt., I. Teil, Bd. II: Allgemeine Pflanzenkaryologie, S. 431.

bilis tubiflora schon im Synapsisstadium Anomalien, während bei den von Dorsey untersuchten Vitis-Hybriden die Degeneration erst einsetzte bei der Teilung des jungen Pollenkerns in einen generativen und einen vegetativen Kern. Auf Grund dieses verschiedenen Verhaltens der Bastarde warnt Tischler davor, Chromosomenabstoßung und Sterilität ohne weiteres miteinander zu verknüpfen.

Wenn es sich bei einer Pflanze um reine Pollensterilität handelt, d. h. um eine Sterilität, die sich nicht auch auf die weiblichen Geschlechtsteile erstreckt, so ist anzunehmen, daß die Pflanze, wenn sie mit dem normal entwickelten Pollen einer anderen Pflanze derselben Art bestäubt wird, Frucht ansetzt.

Von Crocus sativus sagt z. B. G. Karsten (1906, S. 457), daß die Blüten steril seien, sofern sie nicht mit dem Pollen wilder Formen bestäubt würden.

W. Himmelbaur berichtet (1926), daß der Pollen von Crocus sativus zuweilen sehr schlecht ausgebildet ist. Durch diese Angabe ist der Vermutung Raum gegeben, daß es sich um eine Pollensterilität handelt. Der Autor kommt jedoch bei Untersuchung der Frage nach der Sterilitätsursache bei Crocus sativus L. zu einem anderen Ergebnis. Er stellte nämlich fest, daß die Entwicklung des Embryosackes normal verläuft, die Pollenkörner „zwar in wechselndem Grade verkümmert seien", was aber auch bei fertilen Crocus-Arten auftrete, wenn sie in gärtnerische Pflege genommen werden. „Selten gelungene Kreuzungen von Crocus sativus-Stücken (Individuen?) untereinander liefern keimfähige Samen". Da die Nachkommenschaft den Elternpflanzen gleicht und keinerlei Aufspaltung zeigt, bemerkt der Autor mit Recht, daß Crocus sativus kein Bastard ist. Die Sterilität kann also auch nicht die Folge von Bastardierungen sein. Da Kreuzungen mit „sehr nahe verwandten mediterranen, fertilen Herbstwildformen (vermutliche Stammformen) erfolgreich sind", deutet der Autor die Sterilität der untersuchten Crocusbestände aus den Versuchsanlagen in Kronenburg bei Wien als Selbststerilität. Über die Herkunft der Kronenburger Safrananlage sagt Himmelbaur, daß sie einigen „Rhizomen" entstamme, „die 1915 und 1916 aus Maissau in Niederösterreich geholt wurden (Kuraz), also aus einer seinerzeit berühmten Safrangegend (15. bis 16. Jahrhundert), wo seither bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts die Pflänzchen oft in großem Maßstabe nur durch Rhizomauslegen vermehrt wurden." Zusammenfassend sagt der Autor: „Die seit altersund von überallher bekannte, viel erörterte Unfruchtbarkeit von Crocus sativus ist also nicht durch irgendwelche Entartungserscheinungen der

Fortpflanzungsorgane infolge jahrhundertelanger vegetativer Vermehrung hervorgerufen, sondern beruht auf der mit Selbststerilität verbundenen Klonennatur der Crocus-Bestände", wobei die Frage offen bleibt, worauf die „in wechselndem Grade" auftretende Verkümmerung der Pollenkörner zurückzuführen ist.

cc) Vegetatives Wachstum und Sexualität.

Die Pflanzen entwickeln sich in der Kultur infolge der besseren Pflege vegetativ bedeutend kräftiger. Es ist bekannt, daß man Pflanzen, wenn man sie zum Blühen und Fruktifizieren zwingen will, nicht etwa reichlich, sondern möglichst knapp mit Bodennährstoffen, vor allem anorganischen Salzen, versorgt. Auf die Sonderwirkungen von Phosphor und Stickstoff soll hier nicht näher eingegangen werden. Die Folge der reichlichen Ernährung und guten Pflege einer Pflanze ist umgekehrt ein Herabsetzen oder völliges Unterdrücken der Fruchtbarkeit oder der Sexualität überhaupt.

So sagt z. B. G. Klebs (1909), „daß für die Bildung der Geschlechtsorgane im Vergleich zu dem vegetativen Wachstum eine Anhäufung gewisser organischer Stoffe, besonders der Kohlehydrate, wie Zucker, Stärke, nötig erscheint" und weiter: „In erster Linie maßgebend erscheint das Konzentrationsverhältnis der im Licht erzeugten Substanzen (Kohlehydrate) zu den vom Boden aufgenommenen gelösten Salzen". Tischler (1906, S. 556 u. S. 573) gibt von der sterilen Ribes Gordonianum, einem Bastard aus Ribes aureum und Ribes sanguineum Prsh., an, daß mit dessen absoluter Sterilität ein „Luxurieren der vegetativen Teile" verbunden sei. Es ist anzunehmen, daß die Förderung des vegetativen Wachstums in diesem Falle sekundär, eine Kompensationserscheinung ist, da die Sexualorgane durch den Bastardcharakter der Pflanze nicht zur Ausbildung kamen.

Weder Goebel (1889), der sich eingehend mit der Frage der Unterdrückung der Sexualorgane durch vegetative Wachstumsförderung beschäftigt hat, noch A. Exo (1916), der die Erscheinung der Viviparie bei Poa alpina studierte, konnte eine Antwort auf die Frage geben, welcher Vorgang der primäre sei, das Ausbleiben der Fruchtbildung oder die Ausbildung der vegetativen Fortpflanzungsorgane. Goebel untersuchte hauptsächlich Wasserpflanzen hinsichtlich des Verhaltens der Blühfähigkeit zur vegetativen Vermehrung. Er kommt zu dem Ergebnis, daß bei Wasserpflanzen die Blütenbildung oft ganz unterdrückt und durch vegetative Sproßbildung ersetzt wird. Die Tiefwasserformen von Hippuris blühen nie, trotzdem sie üppige vegetative

Entwicklung aufweisen. Selten blühen die im Tiefwasser wachsenden Formen von Nuphar luteum. Der Wasserfarn Marsilia quadrifolia überzieht vom Ufer aus mit langen, üppigen aber stets sterilen Sprossen oft größere Wasserflächen. Die als Schwimmpflanzen sehr stark wachsenden Riccia natans und Riccia fluitans bringen nur auf dem Lande Geschlechtsorgane hervor. Individuen von Isoëtes, die in größerer Tiefe eines Vogesensees gestanden hatten, zeigten die Erscheinung, daß die Blätter, anstatt auf ihrer Basis Sporangien zu tragen, junge Pflanzen hervorbrachten; es wurden „nicht nur die Geschlechtsorgane, sondern die ganze Geschlechtsgeneration unterdrückt".

Goebel (Organogr., 2. A., S. 1074) nimmt an, daß die Viviparie nicht direkt durch äußere Faktoren bedingt sei, daß es sich also um eine besondere Form handle.

Nach G. Klebs (1895) bildet Vaucheria in 10 %iger Zuckerlösung keine Geschlechtsorgane mehr. Eine Bildung von Geschlechtsorganen tritt aber ein, wenn unter normalen Verhältnissen die Zuführung anorganischer Nährsalze beschränkt wird, oder auch, wenn die Fäden in eine 2—5 %ige Rohrzuckerlösung gebracht werden. Von Juncus supinus führt Buchenau an, daß diese Pflanze an trockenen Stellen des Moores regelmäßig Blüten und Früchte trägt. An feuchten Stellen tritt ein Durchwachsen des Blütenstandes und verminderte Blütenbildung auf. In den Torfgräben selbst treten an die Stelle der verschwundenen Blütenköpfchen Blatttriebe.

Für die Gründe der Unterdrückung der Sexualorgane sind in verschiedenen Fällen verschiedene Faktoren maßgebend.

Für bestimmte Landpflanzen stellt Sachs[1]) fest, daß die Blütenbildung von den ultravioletten Lichtstrahlen abhängig ist. Goebel führt die üppige Entwicklung der Vegetationsorgane als einen der wichtigsten Faktoren an, der die Bildung der Blüten und anderen Sexualorgane (Antheridien und Archegonien) bei den genannten Wasserpflanzen verhindert. Als Ursache der verminderten Fertilität bei Cardamine bulbifera, die sich in Störungen bei der Ausbildung von Pollen und Samenanlagen äußert, bezeichnet Fr. Schwarzenbach (1922) die Bulbillenbildung. „Hemmung der Fertilität und Bulbillenbildung sind bei Cardamine bulbifera als Korrelationserscheinungen zu betrachten." Zum entgegengesetzten Ergebnis kommt Th. Kindler (1914) bei der Untersuchung der Verhältnisse bei „Ficaria ranunculoides". Die Bulbillenbildung steht bei Ficaria ranunculoides nicht in umgekehrtem Verhältnis

1) Nach Goebel (1889), S. 370.

zur Samenproduktion. Es werden sehr oft an einem Stock reife Samen und Bulbillen in reicher Zahl ausgebildet. Andererseits ist die Samenproduktion durch Entfernen der Bulbillen nicht besonders zu fördern. Die Bodenbeschaffenheit hat keinen Einfluß auf die Bulbillenbildung. Dafür, daß ungehindertes, vegetatives Wachstum die Entwicklung der Samenanlagen verhindern kann, führt B. Kinzel (1916) Vinca minor, das Immergrün, als typisches Beispiel an.

Von einer anderen Sterilitätsursache, die wohl bei stark rhizombildenden Pflanzen häufig auftreten mag, berichtet H. Lindemuth (1896). Die Feststellung, daß Lilium candidum freiwillig niemals Samen trage, zur Bildung keimfähiger Samen aber gezwungen werden könne, wenn man die Blütenstände abschneidet, stammt von Fr. Koernicke[1]). Lindemuth erklärt diese Tatsache dadurch, daß die im Stengel enthaltenen Baustoffe mit dem Beginn der Ruheperiode der Pflanze nicht zur Bildung von Samen verwendet werden, sondern abwärts wandern der Zwiebel zur Kräftigung und Stärkung dienen und als Reservestoffe niedergelegt werden. M. Mottier (1898, S. 150) stellte dagegen be Lilium candidum fest, daß Befruchtung und Samenproduktion auch unter normalen Verhältnissen, im Freiland, stattfinden kann. Für Lilium Martagon glaubt er jedoch das von H. Lindemuth bei Lilium candidum beobachtete Verhalten feststellen zu können.

Correns berichtet (1905, S. 458) von den „Calycanthema"-Individuen der Campanula, daß durch die Modifikation der Kelchblätter und infolge des unterständigen Fruchtknotens das Gynaeceum steril werde, obwohl die Samenanlagen einen gut ausgebildeten Embryosack enthielten und das Androeceum „vollkommen intakt blieb". Tischler (1910, S. 623) erklärt diese Sterilität dadurch, daß „die Nährstoffe hier zur Bildung des petaloiden Kelches verbraucht werden und nicht in genügender Menge mehr zum Gynaeceum hinwandern können".

Ziehen wir das Fazit des Kapitels „Vegetatives Wachstum und Sexualität", so können wir feststellen, daß die Ursachen der Unterdrückung der Sexualität die verschiedensten sein können, und daß, in der überwiegenden Mehrzahl der bis heute bekannten Fälle, sexuelle Fortpflanzung und üppiges vegetatives Wachstum als gegensinnige Korrelationserscheinungen zu betrachten sind. Dadurch wird aber durchaus nicht die Frage überflüssig, welche Ursachen für das Verkümmern der einen Organe auf Kosten der anderen ausschlaggebend sind.

1) Nach H. Lindemuth 1896, S. 245.

2. Die partielle Sterilität.

Unter diesem Kennwort lassen sich alle die Erscheinungen zusammenfassen, welche die Pflanze zur Bildung teils normaler, teils anomaler Gameten, Zygoten, Samen oder Nachkommenschaft veranlassen.

Besondere Fälle von partieller Sterilität sind die, welche infolge von Bastardierungen auftreten. J. Belling (1914) gibt uns hierfür ein Beispiel. Aus Kreuzungen verschiedener Bohnenrassen, die fast 100 % normale Pollenkörner und Embryosäcke ausbildeten, erhielt der Autor in der F_1-Generation Pflanzen, die zu 50 % gut ausgebildete, zu 50 % nicht lebensfähige Pollenkörner enthielten; ebenso abortierten 50 % der Embryosäcke lange vor der Reife, während die anderen 50 % ganz normal ausgebildet wurden. In der F_2-Generation waren die Pollenkörner von der Hälfte der Pflanzen zur Hälfte abortiert. Die andere Hälfte hatte normalen Pollen. Dasselbe war für die Embryosäcke festzustellen. In der dritten Generation zeigte sich, daß die Nachkommenschaft der F_2-Pflanzen mit normalen Geschlechtsprodukten normal fruktifizierende Pflanzen lieferte, während die Nachkommenschaft der „semisterilen" Eltern aus der F_2-Generation zur Hälfte Pflanzen mit normalen, zur anderen Hälfte mit halb normalen, halb degenerierten Pollenkörnern und Embryosäcken aufwies. Es handelt sich also in vorliegendem Falle um eine Aufspaltung von Sterilität und Fertilität nach einfachem Mendelschema.

B. Die Selbststerilität.

Nach dem heutigen Stande der Kenntnisse auf diesem Gebiete sind es chemische Stoffe, die die normale Entwicklung einer Frucht aus blüteneignen Geschlechtszellen verhindern. Jost gab bereits 1907 in seiner Arbeit „Über die Selbststerilität einiger Blüten" einen Überblick über die verschiedenen Stadien, in denen eine Hemmung der Entwicklung eintreten kann. Von der Selbststerilität sagt er: „In biologischen Schriften werden gewöhnlich diejenigen Pflanzen als selbststeril bezeichnet, bei denen ein fern von anderen Exemplaren wachsendes oder ein künstlich isoliertes Individuum keine Frucht ansetzt".

Analog der Definition, die ich im Anfange meiner Arbeit für Sterilität gegeben habe, muß die Begriffsbestimmung für Selbststerilität lauten: Unfähigkeit, aus den blüten-, individuen- oder klon-eignen Sexualzellen entwicklungsfähige Zygoten zu bilden.

Diese Unfähigkeit kann auf die mannigfachste Art und Weise verursacht sein.

Die zur Selbststerilität führenden Ursachen können in allen Stadien der Entwicklung zur Wirkung gelangen, beginnend mit dem Aufbringen des Blütenstaubes auf die Narbe bis zur Bildung eines Embryos.

Das eine Extrem, daß nämlich der Pollen und die eigene Narbe aufeinander wie Gift wirken, berichtet F. Müller[1]) an Darwin von gewissen brasilianischen Orchideen, z. B. Oncidium flexuosum, Oncidium unicorne, Rodrigueria und Notylia. Pollenkörner und Narben sind nach 3—5 Tagen geschwärzt und tot. Eine Keimung des Pollens kommt in diesem Falle überhaupt nicht zustande. Von allen diesen Pflanzen berichtet Fr. Müller, daß sie mit Pollen eines anderen Individuums derselben Spezies fruchtbar waren.

Als weitere Möglichkeiten sind die von Jost als charakteristisch für Cytisus Laburnum und Corydalis cava angegebenen zu nennen. Bei Cytisus keimt der Pollen nicht auf der eigenen Narbe, solange diese intakt ist, ist aber zur Fruchtbildung befähigt, wenn der Pollen auf der Narbe zerrieben wird. Der Autor nimmt an, daß der Pollen erst mit einem Sekret, das er zwischen den Epidermiszellen des Fruchtknotens nachwies, in Berührung kommen muß, um zur Keimung befähigt zu sein. Es ist für Cytisus Laburnum nicht angegeben, ob bei Bestäubung mit individuenfremdem Pollen auch eine Zerstörung der Narbenoberfläche zur Keimung des Pollens notwendig ist, und ob diese Zerstörung in der Natur vielleicht durch Insekten bei der Bestäubung unbeabsichtigt erfolgt. Von Corydalis cava sagt Jost z. B. wörtlich: „Wenn man mit einem Pinsel den Pollen abbürstet, oder wenn ein Insekt eine Blüte besucht hat, findet man die berührten Narbenhöcker stets mehr oder weniger zerstört. Die Epidermis und das Parenchym des Höckers werden schon durch ganz geringen Druck entfernt". Trifft dies auch für Cytisus zu, so kann man bei Cytisus Laburnum im Sinne der von mir gegebenen Definition nicht von Selbststerilität reden. Der Pollen von Corydalis cava ist wohl befähigt, auf der eigenen Narbe in wassergesättigter Luft zu keimen; dagegen konnte Jost ein Eindringen der Schläuche in das Gewebe der unbeschädigten Narbe nicht feststellen. Wurde die Oberfläche der letzteren durch Berührung zerstört, so drangen die Schläuche in das Narbeninnere ein, ohne jedoch weiter als bis zum Leitgewebe zu gelangen.

Die im Pflanzenreiche anscheinend am meisten anzutreffende Wirkung der Selbstbestäubung ist das mangelhafte Wachstum der Pollenschläuche im eigenen Griffelgewebe. Zahlreiche Fälle aus den ver-

1) Bei Darwin 1868, II, S. 181.

schiedensten Pflanzenfamilien, die von dieser Ursache der Selbststerilität berichten, sind bekannt geworden.

Osterwalder (1910) gibt an, daß die Selbststerilität bei Pirus daher rühre, daß die Schläuche von Pollen aus pflanzeneigenen Blüten ihr Wachstum frühzeitig einstellen, unter Bildung von keulenförmigen Anschwellungen an ihren Enden. Das gleiche Verhalten zeigte der Pollen der Sorte „Williams Christ" der Sorte „Gute Luise" gegenüber. Neuerdings haben A. Ziegler und P. Branscheidt (1927) auf die ungeheure Bedeutung dieser Tatsache für die Praxis des Obstbaues hingewiesen und betont, daß bei der Anlage einer Plantage darauf zu achten sei, nur solche Sorten anzubauen, die zueinander genügende Befruchtungsaffinität besitzen.

Es läßt sich also eine Ähnlichkeit der Selbststerilität mit dem Verhalten zweier Sorten, die zueinander geringe physiologische Affinität haben, bei einer Kreuzung feststellen.

Dasselbe Verhalten der Pollenschläuche, jedoch ohne die terminalen Anschwellungen, beobachtete Jost bei Lilium bulbiferum, Lilium croceum Lilium dahuricum, Secale cereale und Cardamine pratensis.

Correns (1924, S. 732) nimmt zur Erklärung dieser Erscheinung das Vorhandensein spezifisch wirkender Hemmungsstoffe an. Die Fähigkeit der Bildung dieser Stoffe soll vererbt werden.

Nach den Beobachtungen, die East[1]) über die Vererbung der Selbststerilität bei Nicotiana-Arten machte, sind Selbststerilität und Selbstfertilität erbliche Eigenschaften. Bei Untersuchung der Frage: „Was geschieht bei der Kreuzung selbststeriler und selbstfertiler Arten untereinander?" kommt der Autor zu folgendem Ergebnis: In F_1 dominierte die Selbststerilität; in F_2 spalteten Selbstfertilität und Selbststerilität nach monohybridem Mendelschema. „All progeny of the recessive (selfsterile) segregates of F_2 were again selfsterile." Selbststerilität und Selbstfertilität beruhen also auf einem bestimmten Faktorenunterschied. East und Park fanden (1918), daß bei Nicotiana die Schläuche des Pollens der eigenen Blüte sehr langsam wachsen und die Samenanlagen nicht erreichen. Die Feststellung der Selbststerilität bei Nicotiana wurde durch die Ausbildung schwach fertiler Kapseln mit stark reduzierter Samenzahl sehr erschwert. East gibt an, daß die Ausbildung schwach fertiler Kapseln aber nur unter ganz bestimmten Verhältnissen eintritt, besonders an geschwächten Pflanzenteilen; er bezeichnete diese Fähig-

1) Zeitschrift f. indukt. Abstamm. u. Vererb., 27. Bd., 1922, H. 3—4, S. 147, ref. Ernst Lehmann.

keit mit „Pseudoselffertility“ und sagt, daß auch durch längere Selektion sich aus ihnen keine wirklich selbstfertilen Pflanzen erzielen ließen.

Zur Erklärung der verschiedenen Wachtstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche nimmt East (1915) an, daß im Griffelkanal Substanzen ausgeschieden werden, „which accelerate the elongation of the tubes, and that the immediate cause of this secretion is a catalyser which the pollentube nucleus is able to produce, because the hereditary constitution of the plant producing it is different from that of the plant which it is placed“. East hat weiter für seine selbststerilen Nikotianen festgestellt, daß die einzelnen Individuen einer solchen Sippe keineswegs alle untereinander fruchtbar sind, sondern daß auch hier, wie in anderen Fällen, zwischen kreuzungssterilen und kreuzungsfertilen Sippen zu unterscheiden ist.

E. Lehmann (1919) kam zu einem ähnlichen Ergebnis bei Veronica syriaca. In der F_1 einer Kreuzung zwischen zwei selbststerilen Pflanzen konnte er „vier Gruppen von Individuen nach ihren gegenseitigen Kreuzungserfolgen feststellen. Die Angehörigen jeder Sippe brachten es bei gegenseitiger Bestäubung innerhalb der Sippe nie zur Ausbildung entwickelter Kapseln mit reifen Samen. Dagegen brachten es alle Angehörigen der verschiedenen Sippen untereinander stets zu vollkommener Fruchtbarkeit“.

Bei Untersuchung der Ursachen der Selbststerilität von Cardamine pratensis kam Correns (1912) zu folgendem Ergebnis: Die Pollenkörner trieben zum Teil wenn auch nur kurze Schläuche auf den Narben der selbstbestäubten Pflanzen. Die Schläuche schmiegten sich mit verbreiterten Spitzen eng an die Narbenpapillen an, vermochten aber nicht einzudringen. Bei individuenfremdem Pollen drangen die Schläuche dagegen ungehemmt in das Narbengewebe ein. Correns wirft auf Grund der Ergebnisse seiner Kreuzungsversuche die Frage auf: „Worauf beruht es, wenn ein Kind mit dem Pollen eines Elters gar nicht ansetzt, während es mit dem Pollen eines anderen Individuums fruchtbar ist?“ Er kommt zu dem Resultat, daß es nicht ansetze, weil es denselben Hemmungsstoff ausgebildet habe wie sein Elter. Die Tatsache, daß nicht alle Kinder fertil sind, führt zu der Annahme, daß die Fähigkeit zur Bildung desselben Hemmungsstoffes auf die Nachkommenschaft übertragen, vererbt, werde. Es entstehen so Linien oder Sippen, die infolge des gleichen Hemmungsstoffes auf die jeweilige Bestäubung identisch reagieren. Mit Recht sagt Correns, daß die Hemmungsstoffe, auf denen die Selbststerilität von Cardamine pratensis beruht, keine Individualstoffe, sondern Linienstoffe sind, die auf einer wahrscheinlich den Mendelschen Spaltungsgesetzen folgenden Anlage beruhen.

Wie weit in der Natur die Selbststerilität gehen kann, konnte ich an Secale montanum und dessen vegetativer Nachkommenschaft feststellen. Ein einziger Horst mit etwa 400 ährentragenden Halmen mit rund 11000 Blütchen hatte kein einziges Korn angesetzt. Die blüten-, ähren- und kloneigenen Pollenkörner keimten wohl auf der Narbe, drangen aber nur eine kurze Strecke zwischen die Zellen der Narbenfedern ein und erreichten in den meisten Fällen noch nicht einmal das Leitgewebe.

Auf diese Sterilitätsverhältnisse bei Secale montanum sei hier nur hingewiesen, im zweiten Teil meiner Arbeit werde ich genauer darauf eingehen.

Zunächst möchte ich noch kurz die von M. Mücke (1908) bei Acorus calamus und H. Cammerloher (1927) bei Thunbergia grandiflora untersuchten Sterilitätsfälle erwähnen.

M. Mücke gibt in seiner Arbeit (1908) eine eingehende Schilderung der Geschichte von Acorus calamus; aus dieser geht hervor, daß die jetzt in ganz Europa wildwachsende Pflanze die vegetative Nachkommenschaft von nur wenigen aus Ostasien im 16. Jahrhundert eingeführten Individuen ist. Der Autor versucht den Nachweis zu erbringen, daß es sich bei Acorus calamus nicht um eine Selbststerilität handeln könne. Meines Erachtens sind aber die von ihm vorgebrachten Gründe nicht stichhaltig. Mücke führt im Verlauf seiner Arbeit die Sterilität des Kalmus zurück auf die für die normale Entwicklung der Sexualorgane nicht ausreichende Wärme der europäischen Standorte. Die Embryosäcke verfallen frühzeitig der Obliteration und der Pollen erscheint ebenfalls degeneriert. Eine Anfrage des Autors in Saharunpore am Himalaja (etwa 30. Breitegrad) ergab, daß auch dort keine Samen ausgebildet werden, trotzdem das Klima wesentlich wärmer ist als das unsere. Der Umstand, daß die Pflanzen aus Saharunpore nach Angaben Mückes im Warmhaus reichlich normale Pollenkörner und auch normale Embryosäcke ausbildeten, ohne Samen zu tragen, spricht eher für als gegen eine Selbststerilität. Wenn Ostasien, wie Mücke annimmt, wirklich die natürliche Heimat des Kalmus ist, so dürfte man dort mit einiger Berechtigung wohl noch normal fruktifizierenden Acorus calamus vermuten. Bei der Überführung eines solchen Individuums würden Kreuzungsversuche mit unserer einheimischen Form wahrscheinlich daran scheitern, daß diese, da sie sich bei uns in anomalen klimatischen und Bodenverhältnissen befindet, keine normalen Geschlechtszellen produziert. Am sichersten würde sich die Frage „Sterilität oder Selbststerilität", oder beides, dadurch beantworten lassen, daß die einheimische Form in ihre ursprüngliche Heimat zurückverpflanzt würde. Nach Überwindung der

„Nachwirkungen" dürfte in einigen Jahren eine normal fruktifizierende Pflanze erwartet werden, gleichgültig, ob es sich bei Acorus calamus, wie es Mücke annimmt, um eine durch die klimatischen Verhältnisse (hauptsächlich die Wärme) hervorgerufene Sterilität handelt, oder ob Selbststerilität vorliegt. Vermutlich wird es sich bei dem sterilen Kalmus in Saharunpore um Selbststerilität handeln (weil ja die Pflanzen normale Pollenkörner und Embryosäcke auszubilden vermögen). Zu dieser Selbststerilität käme dann bei unserer einheimischen Form noch die Degeneration der Sexualzellen, infolge der ungewöhnlichen Umwelteinflüsse, hinzu. Jedenfalls bedarf die Frage nach der Sterilitätsursache von Acorus calamus noch endgültiger Klärung. Durch Zusammenstellung der historischen Daten von Acorus calamus hat Mücke wertvolle Vorarbeit geleistet.

Von einem ähnlichen Fall berichtet H. Cammerloher (1927). An Thunbergia grandiflora, einer Liane im Buitenzorger botanischen Garten, konnte nie Fruchtansatz beobachtet werden. Die Pflanze wurde aus Brit. Indien um die Mitte des vorigen Jahrhunderts nach Java eingeführt und zwar nur in einem einzigen Exemplar [1]). Heute ist sie über ganz Java stark verbreitet; die Vermehrung erfolgte immer nur auf vegetativem Wege, so daß alle javanischen Pflanzen in Wirklichkeit nur Teile eines Einzelindividuums sind. Alle Bestäubungsversuche verliefen ergebnislos. Die Vermutung, daß die Unfruchtbarkeit in diesem Falle auf Selbststerilität zurückzuführen sei, wurde bestätigt durch die Einführung eines neuen Individuums aus Kalkutta. Neben die sterilen Lianen ausgepflanzt wurde bei der Blüte durch die Insekten die Fremdbestäubung vollzogen und die sterile Thunbergia zum Fruchtansatz gebracht.

Wenn Tischler (1910) sagt: „Wir sind noch weit entfernt davon, zu verstehen, warum manche Kulturgewächse völlig normal Samen bilden, während andere ganz oder fast unfruchtbar sind", so stimmt das im wesentlichen auch heute noch. In einem sehr großen Teil der Fälle wird sich aber diese Sterilität der Kulturpflanzen, vor allem der sogenannten „guten Arten", bei genauerer Untersuchung als Selbststerilität herausstellen. Besonders, wo es sich um nicht einheimische, eingeführte Pflanzen handelt, muß dieser Verdacht sofort auftauchen. Die oben zitierten Sterilitätsfälle bei Crocus sativus L. und Acorus calamus beweisen zur Genüge, daß selbst bei sehr verbreitetem Vorkommen einer Pflanzenart die Herleitung von einem einzigen oder einigen wenigen Individuen nicht unmöglich ist, und daß diese Klone zuweilen — wie bei dem

1) Nach C. A. Backer 1916, „Thunbergia grandiflora" in: Die Tropische Natur, 5, S. 120.

Safran und dem Kalmus — über große geographische Gebiete ausgedehnt sein können. Ferner ergibt sich aus den Arbeiten von Himmelbaur, Cammerloher und aus meinen Ausführungen die Notwendigkeit, die geschichtlichen Daten, besonders der nichteinheimischen Kulturpflanzen, zusammenzutragen; denn sie bilden oft die Voraussetzung für den Nachweis der Sterilitätsursachen. Vielleicht würde eine Sammlung historischer Daten auch Aufschluß geben über das Verhalten der „guten Art" Iris germanica.

II. Eigene Untersuchungen über die Sterilitätsverhältnisse bei Secale montanum und der Gattung Iris.

A. Secale montanum Gussone.

1. Secale montanum als Stammform des Kulturroggens.

Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit gab die Beobachtung eines Horstes von Secale montanum Gussone, der seit Jahrzehnten im ökonomisch-botanischen Garten der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Bonn-Poppelsdorf steht und an dem sich nie Kornansatz feststellen ließ. Koernicke, Direktor des botanischen Instituts der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf, wies mich auf diesem Fall hin und veranlaßte mich, die Untersuchung dieses Sterilitätsfalles durchzuführen. V. Stolze erwähnte bereits in seiner Dissertation 1924, S. 18 die Sterilität dieses Secale montanum-Horstes: „Die zur Feststellung der Haploidzahl benutzten Secale montanum-Stauden aus dem hiesigen ökonomisch-botanischen Garten sind aus bisher unbekannten Gründen bei scheinbar noch normal verlaufender Blüte völlig steril. Ob die von mir in den Pollenmutterzellen des öfteren, aber bei weitem nicht immer gefundenen Unregelmäßigkeiten im Zusammenhang mit dieser Sterilität stehen, kann ich nicht entscheiden".

Die Sterilität dieser Secale montanum-Form, die ich im folgenden der Kürze wegen mit Secale montanum, Bonn bezeichnen möchte, sollte geklärt, die Ursache der Sterilität ermittelt werden.

Secale montanum Gussone, der Bergroggen, gilt als die mutmaßliche Stammform des Kulturroggens. Die Ähre von Secale montanum ist durch starke Spindelbrüchigkeit ausgezeichnet; die Früchte des Wildroggens sind fest von den Spelzen eingeschlossen. Die Brüchigkeit der Spindel erstreckt sich nicht gleichmäßig über die ganze Ähre; da das untere Drittel ziemlich zähe ist, erfolgt ein Zerfall nur in den oberen zwei Dritteln, während das untere Drittel unversehrt mit dem Halm in Verbindung bleibt. Ich vermutete zunächst, daß die Spindel, soweit sie

sterile Ährchen trägt, nicht zerfällt. Die Blüten des unteren Drittels bleiben aber meist unbefruchtet, weil sie zu einer Zeit abblühen, in der nur einzelne Ähren im Blühstadium sind. Die Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung ist für die mittleren Blütchen einer Ähre bedeutend größer, da ihre Blütezeit die Hauptblühperiode der Ähre ausmacht. Wenn der Zerfall der Spindel von der Fruchtbarkeit der Blütchen abhängig wäre, so hätte aber bei Nichtbefruchtung der ganzen Ähre ein Zerfall unterbleiben müssen. Weder bei Secale montanum Bonn, noch bei den isolierten Ähren der anderen Secale montanum-Formen trat das aber ein.

Die Mehrjährigkeit des Bergroggens kann allgemein nicht als Unterscheidungsmerkmal vom Kulturroggen betrachtet werden, da es heute noch Kulturformen des Roggens gibt, z. B. in Südrußland [1]), deren Mehrjährigkeit sogar wirtschaftlich genutzt wird.

Die Art Secale montanum besteht nach Aug. Schulz (1910) aus vier Untergruppen, die man als Rassen, Unterarten, Abarten oder Varietäten bezeichnen kann. Sämtliche Untergruppen sind perennierende Formen. Bei den von mir ausgesäten Secale montanum-Formen, die ich von den botanischen Gärten Berlin-Dahlem, Würzburg, der Landwirtschaftlichen Institute Halle und Hohenheim, des Instituts für Bodenkultur in Wien und des botanischen Instituts der Universität Hamburg erhielt, konnte ich das Perennieren ebenfalls feststellen.

Schulz stellte weiter fest (1918), daß der Formenkreis Secale montanum sich aus Formen zusammensetzt, die nur unerheblich, und zwar hauptsächlich hinsichtlich der Behaarung der Halmspitze und der Länge der Deckspelzengrannen voneinander abweichen.

Derselbe Autor teilt auch mit, daß in zahlreichen Gegenden Vorder- und Innerasiens „sowohl Individuen mit nur behaarten, wie solche mit nur unbehaarten, oder mit behaarten und unbehaarten Halmspitzen" auftreten.

Schulz trennt den Formenkreis (Großart, Sammelart, Art) Secale montanum in vier Formen:

Secale montanum Guss. (im engeren Sinne)
Secale dalmaticum
Secale anatolicum
Secale ciliatoglume.

„Von diesen Formen steht Secale anatolicum dem Secale cereale am nächsten; es hat wie Secale cereale lang begrannte Deckspelzen und

1) Nach Aug. Schulz (1918).

kommt vor in Afghanistan, in verschiedenen Gegenden Turkestans, in der Tsungarei, in der Kirgisen- und Turkmenensteppe, in Armenien und Kleinasien." Die drei anderen Formen wachsen in den Gebirgsgegenden des weiteren Mittelmeergebietes von Südspanien und Marokko bis Persien und zum Kaukasus.

Der Kulturroggen ist wahrscheinlich in Turkestan aus Secale anatolicum gezüchtet worden. Diese Annahme begründet Schulz mit dem weit verbreiteten Vorkommen von verwildertem Roggen in Turkestan. Nach Th. H. Engelbrecht (1917) ist der wilde Roggen, der in Vorderasien in den Weizenfeldern als Unkraut vorkommt, mit dem Saatgut kleinasiatischer Weizensorten in die Pontusländer verschleppt worden. Beim Übergang in ungünstigeres Klima mußte die Bedeutung des Wildroggens wegen seiner größeren Widerstandsfähigkeit gegenüber dem Weizen sehr gewinnen und Secale montanum so allmählich zur Kulturpflanze werden. Die großkörnige Form des wilden Roggens, die nach A. Regel besonders in der turkestanischen Landschaft Taschkent große Flächen bedeckt, und hier zur Heubereitung dient, ist nach Schulz nur verwildertes Secale cereale. Vavilov (1926)[1]) beschreibt diese Form als Secale cereale L. var. afghanicum (nov. var.) wie folgt: „Ähre lineal, lang, Spindel brüchig, Ährchen 2—3blütig, Grannen 2—3 cm lang. Sehr ähnlich dem Kulturroggen". Der Umstand, daß diese von Vavilov beschriebene Form sowohl Eigenschaften des Wildroggens (Brüchigkeit der Spindel) als auch des Kulturroggens in sich vereinigt, läßt der Vermutung Raum, daß hier bereits ein Bastard zwischen Wild- und Kulturform vorliegt. In diesem Falle kann das Vavilovsche Secale cereale natürlich nicht mehr als Stammform des Kulturroggens angesehen werden; allenfalls könnte es sich um eine Übergangsform handeln. Aus den Versuchen von Tschermaks und den meinigen, die im Verlauf dieser Arbeit mitgeteilt werden, geht hervor, daß sich Kultur- und Wildroggen leicht bastardieren lassen, ein Umstand, der die eben ausgesprochene Vermutung unterstreicht.

Die Hauptunterscheidungsmerkmale der Secale montanum-Formen sind die verschiedene Länge der Deckspelzengrannen und die Behaarung des Halmes unterhalb der Ähre. Aber Schulz gibt an, daß diese Merkmale noch nicht einmal innerhalb der einzelnen Formen konstant auftreten. „Es bestehen bei Secale anatolicum auch Formen, deren Grannen nicht länger sind als die von Secale montanum Guss.", sagt er z. B.

1) Bei J. Becker-Dillingen 1927, S. 107.

Meines Erachtens ist es wertlos bei einem obligaten Fremdbefruchter, der dauernder Aufspaltung unterworfen ist, Unterformen zu konstruieren, wenn sich noch nicht einmal ein einziges konstantes Unterscheidungsmerkmal findet.

Ich hatte Gelegenheit, die umfangreiche Secale montanum-Sammlung von Friedrich Koernicke durchzuarbeiten. In nachfolgender

	Name	Fundort und Datum	Grannenlänge in mm	Spelzen
1	Secale montanum Gussone	Ex herbario horti Petropolitani	30—40 ungleich	rostrot, stark behaart
2	Secale montanum Gussone	Kult. in horto acad. oecon. Poppelsdorf 16. 7. 77. Fr. Koernicke	bis 20 ungleich	stark behaart
3	Secale montanum Gussone	In pratis sylvestribus sub Babin Zub (Balkan) Serb. orient. August 1879 Paucic	bis 15 ungleich	stark behaart
4	Secale dalmaticum Vis.	Grasplätze am Castellberg Giovanni di Cattaro Juli 1877 bez. K. Studniczka	15—20 ungleich	rostrot
5	Secale dalmaticum Vis.	Semen e Cattaro von Studniczka-Kult. in horto acad. oecon. Poppelsdorf 13. 7. 79. Fr. Koernicke	20—30 ungleich	behaart
6	Secale dalmaticum Vis.	Auf Grasplätzen am Castellberg Giovanni di Cattaro Juli 1877, bez Studniczka	20—25 ungleich	behaart
7	Secale dalmaticum Vis.	Wie 6	bis 20 ungleich	rostrot, behaart
8	Secale anatolicum Boissier	a) Cult. in horto acad. oecon. Poppeldorf 16. 7. 77. Fr. Koernicke	20—30 ungleich	stark mit steifen Härchen besetzt
		b) dto.	dto.	dto.
9	Secale fragile	An Wegen bei Pest J. Buger. Wiener Tauschherbarium	40—60 ungleich. Vorspelzengrannen stark entwickelt 30 mm lang	behaart
10	Secale fragile	Cult. in Poppelsdorf 2. 7. 77. Fr. Koernicke	bis 40 ungleich	behaart
11	Secale perenne N. Bordeaux	a) Cult. in horto acad. oecon. Poppelsdorf 30. 7. 82. Fr. Koernicke	bis 20	mit kurzem steifen Härchen
		b) dto.	dto.	dto.

Tabelle habe ich diese Herbarpflanzen aufgeführt unter Berücksichtigung der von Schulz angegebenen Unterscheidungsmerkmale. Es befinden sich in dieser Sammlung einige am Castellberg Giovanni di Cattaro gesammelte Exemplare, die so verschieden sind, daß man sie für verschiedene Unterarten, nicht für Individuen einer Unterart ansprechen möchte. An bestimmten Exemplaren ist das 3. Blütchen stark entwickelt,

Ährchenansatz	3. Blütchen	Halme unterhalb der Ähre	Bemerkungen
stark behaart	bei einzelnen Ährchen entwickelt, bei anderen als Rudiment	unbehaart	Ährchen doppelt so groß wie bei Secale fragile
stark behaart	haarförmiges Rudiment	unbehaart	Die unterständige Spelze hat in der Regel die kürzere Granne
stark behaart	stark entwickelt	unbehaart	—
wenig behaart	haarförmiges Rudiment	unbehaart	—
behaart	Ährchen von Grund auf dreiblütig	unbehaart	—
stark behaart	stark entwickelt	unbehaart	Ährchen sehr groß
behaart	haarförmiges Rudiment	unbehaart	Ähre gleichförmig
stark behaart	in den oberen Ährchen entwickelt	unbehaart	Ähre keulenförmig
dto.	haarförmiges Rudiment	dto.	Ähre gleichförmig
behaart, pfriemförmig zugespitzt	haarförmiges Rudiment	flaumig behaart	Ährchen klein und schlank
stark behaart u. bedeutend länger als bei anderen Formen	haarförmiges Rudiment	unbehaart	Ährchen ziemlich klein
stark behaart	bei oberen Ährchen entwickelt	unbehaart	Ähre nach oben zu keulenförmig erweitert
dto.	haarförmiges Rudiment	dto.	Ähre gleichförmig

lang gestielt und hat ausgebildete Staubbeutel. Die ganze Ähre ist, weil an den oberen Ährchen das 3. Blütchen stärker entwickelt und länger gestielt ist, nach der Spitze zu keulenförmig erweitert. Andere Exemplare dagegen zeigen nur zweiblütige Ährchen; das 3. Blütchen ist ein haarförmiges Rudiment.

Vergleicht man alle Formen der Secale montanum-Sammlung, so zeigen sich Unterschiede in der Größe von Ähre und Halm, der Farbe der Blätter, der Grannenlänge und der Zwei- oder Dreiblütigkeit der Ährchen; berücksichtigt man aber, daß die Individuen in ganz verschiedenen Reifezuständen geerntet und ganz differenten Konservierungsmethoden unterworfen wurden, daß ferner die Bastardierungsmöglichkeit der oft zwischeneinander wachsenden Secale montanum-Formen und auch Secale cereale-Individuen eine sehr große ist, so scheint doch die Annahme berechtigt, daß es sich bei den verschiedenen Formen von Secale montanum, die Schulz als Unterarten aufführt, nur um nichtkonstante Spaltungsprodukte einer oder mehrerer Kreuzungen handelt.

Auf Grund der heutigen Kenntnis der Secale montanum-Formen und unter Berücksichtigung der bekannten wesentlichen Merkmale ist eine einwandfreie Aufstellung bestimmter Unterarten unmöglich.

2. Die Selbststerilität von Secale montanum.

Wie im Anfange meiner Arbeit gesagt, handelt es sich um die Untersuchung der Sterilität bei einem Horste des Secale montanum aus dem ökonomisch-botanischen Garten der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf. Die Sterilität dieses Horstes konnte die verschiedensten Ursachen haben. Von vorneherein hatte ich die Vermutung, daß die bei Secale montanum in Poppelsdorf beobachtete Sterilität ein Fall von Selbststerilität sei.

Im Winter 1924/25 begann ich mit der mikroskopischen Untersuchung von Alkoholmaterial, das teils in absolutem Alkohol, teils in Alkohol-Eisessig fixiert worden war. Es waren ganze Ähren in verschiedenen Entwicklungsstadien, vor, während und nach der Blüte. Die Schnittserien wurden entweder mit Heidenhains Eisenalaun-Hämatoxylin oder mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G, der Flemmingschen Dreifachfärbung, behandelt. Die Untersuchung ergab, daß Bildung und Entwicklung des Embryosackes durchaus normal verliefen.

In der anatropen Samenanlage entsteht die Embryosackmutterzelle und aus ihr durch doppelte Teilung die metamer angeordnete Tetrade. Eine der Tetradenzellen wird zum Embryosack. Ob regelmäßig eine bestimmte der vier Zellen zur Bildung des Embryosackes prädestiniert

ist, konnte ich nicht ermitteln. Es wird aber wohl die den Nährstoffleitungsbahnen zunächstliegende chalazale Zelle sein, die den Embryosack bildet, wie es z. B. M. Koernicke schon 1897 für Triticum nachgewiesen hat.

Der empfängnisreife Embryosack (kurz vor dem Aufblühen) enthält 8—10 Antipodenkerne in einem Plasmakomplex, der fast ein Drittel des ganzen Embryosackes ausfüllt. Der chromatische Inhalt der Kerne ist zum größten Teil an der Kernmembran, bei Färbung mit Hämatoxylin tiefschwarz, lokalisiert. Die Nukleolen sind bei Anwendung des Flemmingschen Farbgemisches gleichmäßig rot gefärbt und besitzen keine Vakuolen. Der die Antipoden umgebende Plasmakomplex verjüngt sich zu einem Strang in der Richtung nach dem mikropylaren Ende des Embryosackes und erweitert sich hier zu einem neuen Plasmakomplex, der die Eizelle und die Synergiden einschließt. An der Basis des Plasmastranges liegen die beiden Polkerne eng aneinander geschmiegt. Ihr gesamter chromatischer Inhalt liegt den Membranen an. Die Polkerne enthalten je einen Nukleolus, der fast die Hälfte des Kernes einnimmt.

Die Pollenmutterzellen, die Pollentetraden und die Pollenkörner selbst sind völlig normal ausgebildet. Wohl erhielt ich zuweilen Bilder von den Tetraden, wie sie V. Stolze abbildet, jedoch nur in schlecht fixiertem Material. Für die Wirkung eines Fixiermittels ist es durchaus nicht gleichgültig, und das am wenigsten bei den relativ empfindlichen Sexualzellen, in welchem Stadium die Fixierung erfolgt. Ein Ruhekern ist gegen die angewandten Reagentien bedeutend resistenter als etwa ein in der Teilung begriffener, eine Tetrade unmittelbar nach ihrer Bildung ungleich empfindlicher als eine solche, seit deren Entstehung bereits einige Zeit vergangen ist. Auch können äußere Einflüsse, wie z. B. sehr starke Hitze zur Zeit der Fixierung, Unregelmäßigkeiten an den Bestandteilen des Protoplasten in die Erscheinung treten lassen. Zweikernige Tetraden konnte ich nicht beobachten. Auf Grund meiner Beobachtungen glaube ich annehmen zu dürfen, daß derartige Unregelmäßigkeiten die Folge schlechter Fixierung sind. Selbst bei gutem Fixierungsmittel braucht die Fixierung durchaus nicht überall gleichmäßig gut zu sein.

Die von Stolze beschriebene Chromosomenverzögerung konnte ich in keinem Falle feststellen.

Das reife Pollenkorn zeigt einen rundlichen vegetativen und die beiden generativen schmal-spindelförmigen Kerne in voller Klarheit und normaler Ausbildung.

Die zytologischen Untersuchungen ergaben, daß für die völlige Sterilität des Bonner Secale montanum-Horstes zytologische Anomalien nicht als Ursache gelten konnten. Die Entwicklung der Samenanlagen und Pollenmutterzellen verläuft normal, so daß lebensfähige Keimzellen gebildet werden.

Sodann suchte ich die Keimfähigkeit des Pollens zu prüfen; alle Versuche mißlangen. Selbst die von Jost[1]) (1905) speziell für Gramineenpollen empfohlene Methode versagte, trotzdem ich sie in allen möglichen Variationen — auch bei Gegenwart von empfängnisreifen Narben und Narbenstücken — versuchte. Da aber auch die Pollenkörner der fertilen Kontrollpflanzen Secale montanum Guss. aus Halle und Würzburg nicht zum Keimen zu bewegen waren (mit Ausnahme eines einzigen Falles, wo ein Pollenkorn von Secale montanum Halle innerhalb 10 Minuten einen Schlauch trieb, der etwa die fünffache Länge des Pollendurchmessers hatte), waren mir diese Versuche nicht beweiskräftig genug, um eine Anomalie des Pollens daraus abzuleiten.

Alle Pollenkörner, die aus den stäubungsreifen Antheren entnommen und auf dem angehauchten Objektträger untersucht wurden, waren vollständig normal ausgebildet. Keinem einzigen Korne war eine Unregelmäßigkeit anzusehen.

Die Beobachtungen während des Blühens ließen auf ein völlig normales Verhalten schließen. Der Blühvorgang verlief an dem Bonner Horste und an den Kontrollpflanzen in gleicher Weise. Das Spreizen der Blütchen, das Herausschieben und darauffolgende Entleeren der Pollensäcke zeigte nichts Abweichendes gegenüber den fruktifizierenden Secale montanum-Formen. Der Beginn der Blütezeit aller von mir beobachteten Secale montanum-Formen fällt rund 14 Tage später als die von Secale cereale. So beobachtete ich 1925, daß Secale cereale bereits am 27. V., Secale montanum Bonn am 16. VI. mit der Blüte begannen. Das Öffnen der Spelzen und das Herausschieben der Staubbeutel erfolgt beim Streichen der blühreifen Ähren mit der Hand oder irgendeinem Gegenstande fast augenblicklich. Kurze Zeit nach dem Herausschieben und Umkippen der Pollensäcke setzt die Entleerung des Pollens ein. Jedoch konnte ich ebenso oft beobachten, daß ein Aufreißen der Pollensäcke schon eintrat, nachdem sich die Beutel eben über die Spelzenspitzen hinausgeschoben hatten.

E. v. Tschermak (1922) machte bei der von ihm untersuchten Form von Secale montanum folgende Beobachtung: „Bei dem wilden

1) Vgl. hierzu außerdem „Das Botanische Praktikum“ von Strasburger-Koernicke, 7. Aufl., 1923, S. 601.

Roggen öffnen sich die Antheren erst einige Zeit, nachdem sie aus der Blüte herausgetreten und umgekippt sind, durch Aufreißen; daher wird der Pollen nicht so plötzlich und ausgiebig entlassen wie bei Kulturroggen. Da hierdurch Fremdbestäubung sehr erschwert ist, spreizen die Blütchen tagelang."

Die mikroskopische Untersuchung der pollenbelegten Narben ergab, daß der größte Teil des Pollens gekeimt war; jedoch fand ich selten, auch noch nicht einige Tage nach der Bestäubung, Pollenkörner, deren Inhalt vollständig in den Schlauch oder zwischen die Narbenzellen hineingewandert war. Daraus zog ich den Schluß, daß die Schläuche nicht allzuweit im Narbengewebe vordrangen. Die Narben stammten von nicht isolierten Ähren, so daß sowohl ähreneigner als auch Pollen von anderen Ähren des Horstes sich auf der Narbe befinden konnten. Im Verhalten bei der Keimung war jedoch kein Unterschied festzustellen. Die Beobachtungen während der Blühperiode und die Pollenuntersuchungen an bestäubten Narben ließen erkennen, daß Anomalien der weiblichen Organe und des Pollens nicht vorliegen konnten.

Die Resultate der Blütenbeobachtung ergaben also ebenfalls keinerlei Anhaltspunkte für die hier vorliegende Art der Sterilität. Wie schon früher gesagt, nahm ich an, daß es sich bei Secale montanum in dem hier zu untersuchenden Fall um eine weitgehende Selbststerilität handele. Unterstützt wurde ich in dieser Annahme durch eine Äußerung Josts (1907), der sagt, daß Secale montanum fast völlig selbststeril sei. Traf das auch für den Poppelsdorfer Horst zu, dann mußte sich diese Sterilität durch Fremdbefruchtung beheben lassen.

Um Kreuzungen in dem nötigen Umfange erfolgreich durchführen zu können, nahm ich eine Teilung des Horstes vor; die abgetrennten Horststücke pflanzte ich teils etwa 100 m entfernt im selben Garten, teils in einem durch Gebäude und Bäume von diesem getrennten anderen Garten, dem botanischen Schaugarten, aus. Außerdem bepflanzte ich noch einige Blumentöpfe mit Ablegern dieses Horstes, um sie zwischen blühende Parzellen anderer Secale montanum-Formen hineinstellen zu können. Einige der Horste hatten sich im folgenden Jahre (1925) so gut entwickelt, daß sie einige Hundert ährentragende Halme aufwiesen; nach einer Schätzung, die ich im Sommer 1926 vornahm, erhielt ich so etwa 700 Ähren, die, wie ich später bei der Kreuzung bestätigt fand (gleiche Kornfarbe), auch erheblich einheitlich waren.

Die Isolierung von Secale montanum.

Zur Durchführung von Kreuzungen des Secale montanum mit anderen Montanum-Formen und mit Kulturroggenformen war eine ge-

eignete, d. h. einwandfreie, Isolierungsmethode unumgänglich notwendig. Es kam von vornherein nur eine Glasisolierung in Frage; einmal weil es sich bei Roggen um einen Windbestäuber handelt, und dann hatte gegenüber der Pergamintüte die Glasisolierung den Vorteil, daß man den Vorgang und den Zeitpunkt der Blüte beobachten konnte. Das Stagnieren der Luft in den geschlossenen Glasisolierrohren, wie sie überall üblich sind, mußte vermieden werden. Das Rohr mußte also beiderseitig offen bzw. mit Watte verschlossen sein. Der obere Teil des Rohres wurde umgebogen, um das Eindringen von Regenwasser zu verhindern (Fig. 1). Wie es mit der Wärmeentwicklung innerhalb der Röhrchen aussah, soll die folgende Tabelle erläutern. Verglichen wurden gebogene, beiderseits offene Glasrohre, die ich im folgenden der Kürze wegen mit „Krummrohr" oder „Krümmer" bezeichnen möchte, einmal mit und das andere Mal ohne Kalkanstrich mit einem einseitig geschlossenen Rohr von gleichem Rauminhalt. Jedes Rohr wurde mit einem Thermometer versehen. Sämtliche Thermometer waren vorher 8 Tage lang auf ihre gleichmäßige Empfindlichkeit hin geprüft worden. Möglichst gleich große Ähren wurden dann mit den so ausgerüsteten Röhrchen in derselben Höhe vom Erdboden isoliert. Die Tabelle zeigt die Temperaturen der einzelnen Isolierröhrchen an einem Junitage in Centigraden.

Fig. 1.

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß jede der untersuchten Glasisolierungen, wie das zu erwarten war, die Temperatur in der Umgebung der Ähre erhöht. Die niedrigste Temperatur wiesen die geweißten Krummrohre auf[1]). Wenn auch die Unterschiede zwischen den Krummrohren und dem geschlossenen Rohr nicht gerade groß sind, so zeigten die in den Krümmern isolierten Pflanzen doch bei längerer Abgeschlossenheit die Überlegenheit dieser Isolierungsmethode gegenüber der ganz geschlossenen Form. Ich hielt einige Ähren 5 Wochen und länger in den

1) Ich möchte das Ergebnis nicht verallgemeinern, da mir von den einseitig geschlossenen Rohren nur ein einziges von dem benötigten Rauminhalt zur Verfügung stand.

Datum	Temperaturen in Centigraden						
	im Freien	Krummrohr mit Kalk		Krummrohr ohne Kalk		einseitig geschlossenes Rohr	Uhr
		1.	2.	1.	2.		
19. IV.	13¼	15	15	17	—	17½	10
„ „	13½	15¼	15	18	17½	18¼	10½
„ „	13	14¾	14¾	17	16½	17¼	11
„ „	14½	17	17	20	19	20½	11½
„ „	13	14	14	15	15	15¾	12
„ „	12¾	15½	15½	17¼	17	18	12½
„ „	13¾	15½	15¼	17¼	17	17¾	1
„ „	13½	15	15	16	15¾	16½	1½
„ „	14	16	16	17¾	17¼	18	2
„ „	15	17	17	20	19¼	20¼	2½
„ „	15¼	17¼	17¼	19¾	20	21	3

Krummrohren isoliert und es zeigte sich, daß sie diese Behandlung gut überstanden, während in derselben Zeit die Ähren in den geschlossenen Röhrchen durch Pilze stark in Mitleidenschaft gezogen waren. Eine 14tägige Isolierung überdauerten ohne Schaden in den Krümmern ausnahmslos alle Pflanzen. Bei Versuchen, bei denen die Selbststerilität nachgewiesen werden soll, ist eine länger dauernde Isolierung notwendig. Da bei Nichtbestäubung durch den gewünschten Pollen die Blüte, in diesem Falle das Spreizen der Ährchen, ganz übermäßig lange anhält, so muß auch die Isolierung entsprechend lange ausgedehnt werden. Ich habe isolierte Ähren von Secale cereale sowohl wie von Secale montanum beobachtet, die noch 14 Tage nach Beginn der Blüte die Spelzen gespreizt hielten und die federförmigen Narben heraushängen ließen. Selbst nachdem die Isolierung entfernt war, hielt das Spreizen der Spelzen noch dauernd an, wahrscheinlich weil die Befruchtung infolge des Fehlens stäubender Ähren in der bereits vorgeschrittenen Jahreszeit ausblieb. Bei Secale cereale konnte ich das noch 3 Tage nach Entfernung der Isolierung feststellen. H. Fitting (1909, S. 200) sagt von verschiedenen tropischen Orchideensorten, daß sie sich kurz nach erfolgter Bestäubung schließen und abwelken, während sie im Falle der Nichtbestäubung zuweilen 2—3 Monate frisch bleiben.

Sehr demonstrativ ist nach meinen Beobachtungen das Verhalten der Iris sibirica. Bei 26 isolierten Blüten hielt die Blütezeit 4 Wochen an, während die den Insekten zugänglichen Blüten schon nach 3 Tagen abwelkten und Schwellung des Fruchtknotens zeigten.

Vom Petkuser Winterroggen hatte ich etwa 30 Ähren isoliert, aber nicht kastriert, um das Vorhandensein der Selbststerilität nachzuweisen. Etwa 8 Tage vor der Blüte wurde die Isolierung vollzogen.

Solange auch nur noch eine einzige Ähre der 3 qm großen Parzelle in Blüte war, blieb die Isolierung bestehen; das dauerte etwa 3 Wochen, dann wurden die Krümmer entfernt und jedes einzelne Blütchen auf Kornansatz untersucht; ich konnte kein einziges Mal Kornansatz feststellen. Sämtliche Ähren befanden sich zu dieser Zeit noch im Blühstadium, die Spelzen gespreizt, die Narben fast aller Blütchen vom Ährengrunde bis zur Ährenspitze heraushängend. Die Staubbeutel hingen noch fast alle an den Filamenten. Es widerstrebte mir eigentlich, die Isoliergläser schon zu entfernen, da ich eine Empfängnisfähigkeit der Narbe trotz der bereits 14 Tage währenden Blüte wegen des gesunden Aussehens der weiblichen Genitalien nicht für ausgeschlossen hielt; und die Folge gab der mehr instinktiven Mutmaßung wahrscheinlich recht. Unweit der Versuchsparzelle befanden sich noch mehrere Parzellen anderer Roggensorten, deren Blütezeit mit der des Petkuser Roggens nicht zusammenfiel, sei es wegen ungleichzeitiger Aussaat oder sei es infolge Sortenunterschiedes. Als ich nach etwa 14 Tagen die Ähren noch einmal auf ihren Kornansatz prüfte, mußte ich feststellen, daß einige Ähren doch Körner ausgebildet hatten. Der Annahme, es könne sich um übersehene Körner von vorher handeln, wird dadurch der Boden entzogen, daß in einer Ähre zuweilen zwei und drei Körner ausgebildet waren, was bei der ersten Untersuchung kaum übersehen sein konnte. Da die Ähren aber vor der Isolierung nicht kastriert worden waren, möchte ich vorsichtig sagen: „Die Wahrscheinlichkeit besteht, daß die Empfängnisfähigkeit der weiblichen Genitalien von Secale cereale und wahrscheinlich auch von Secale montanum unter gegebenen Umständen 14 Tage bis 3 Wochen anhalten kann."

Wegen der absoluten Sterilität nahm ich anfänglich keine Kastration des Secale montanum vor. Bei Secale montanum Bonn konnte ich deshalb unbesorgt sein, weil diese Form durch ihre so weitgehende Sterilität ja Anlaß zur Untersuchung des Falles gegeben hatte. Die anderen Secale montanum-Formen prüfte ich durch Isolierung von etwa je 15 Ähren auf ihre Selbststerilität und erhielt das erwartete Ergebnis, daß nicht ein einziges Blütchen angesetzt hatte, trotzdem die Narben jedes Blütchens dicht mit Pollenstaub, allerdings der eignen Ähre, bedeckt waren. Durch tägliches kräftiges Schütteln der isolierten Ähren wurde für ausgiebige Bestäubung gesorgt.

Bei Secale montanum angewandte Kreuzungsmethoden.

Bei Fremdbestäubungen ging ich nun weiter so vor, daß ich, sobald die isolierte Ähre in voller Blüte war, das heißt, sämtliche

Narbenfedern aus den Blütchen heraushingen, die Ähre der Vaterpflanze kurz vor ihrer Blüte vom Halme abtrennte, die Grannen möglichst weit zurückschnitt und durch die obere Öffnung des Krummrohres einführte.

Durch die höhere Temperatur in den Krummrohren begannen die Blütchen der eingeführten Vaterpflanze alsbald die Spelzen zu spreizen, die Staubbeutel herauszuschieben und über der blühenden Ähre der Mutterpflanze zu entleeren. Die Ähren von Secale montanum hatte ich anfänglich vor der Isolation nicht kastriert, weil sie als total steril bekannt waren. Immerhin wäre es möglich, daß die Befruchtung bei diesen Ähren sowohl durch den Pollen der eignen als auch durch den der angekreuzten Pflanze erfolgen konnte, wenn man nämlich annahm, daß die fremden Pollenkörner bzw. deren Schläuche einen Reiz auf die Narbengewebe ausübten, der möglicherweise auch die blüten- oder ähreneignen Pollenschläuche zu verstärktem Wachstum anregen konnte und sie zur Befruchtung befähigte. Nachgewiesen ist meines Wissens eine derartige Reizwirkung bei Getreidearten noch nicht. Da sich die Pollenkörner der Secale montanum-Varietäten auch mikroskopisch nicht voneinander unterscheiden lassen, mußte diese Möglichkeit aber berücksichtigt werden, um das Verhalten der fremden Pollenschläuche einwandfrei feststellen zu können.

Die Kastration der Ähren.

Um einwandfreies Untersuchungsmaterial zu erhalten, nahm ich jeweilig eine Kastration der Ähre vor. Günstig für die Verteilung dieser außerordentlich zeitraubenden Arbeit war der Umstand, daß die Horste von Secale montanum nicht gleichzeitig abblühen, daß sich die Blütezeit eines Horstes zuweilen über mehrere Monate erstreckt. Ich hatte sogar im Dezember 1925 noch blühreife Ähren geerntet, die — sobald sie ins Warmhaus gebracht wurden — normal aufblüten. Nachdem die Ähren 1—2 Tage aus der Blattscheide ausgetreten waren, wurde die Kastration und sofort hinterher die Isolierung vorgenommen. In diesem Stadium sind die Staubbeutel noch grün und saftig. Mittels einer feinen Schere wurden die Spitzen jedes Ährchens durch einen Schnitt kurz über den Staubbeuteln abgetrennt. Durch die entstandene Spitzenöffnung kann man mit einer feinen Pinzette bei etwas Übung alle drei Antheren auf einmal leicht herausholen, ohne daß man Gefahr läuft, die Narben zu verletzen und durch das zuweilen übliche Auseinanderbiegen der Spelzen den Fruchtknoten abzubrechen oder zu beschädigen. Diesen Eingriff überstanden sämtliche Secale montanum- und Secale cereale-Formen ohne jede Benachteiligung. Erwähnt sei hier, daß Hordeum bulbosum dagegen sich als äußerst empfindlich

gegen das Abschneiden der Spelzenspitzen erwies. Die Schnittfläche war hier regelmäßig der Ausgangspunkt einer Fäulniserscheinung, der schließlich die ganze Ähre zum Opfer fiel. Ich hatte fünf Ähren dieser Pflanze in der oben beschriebenen Weise kastriert. Es ist mir nicht gelungen, auch nur ein einziges Blütchen zum Fruchtansatz zu bringen. Ich möchte hier anschließend gleich bemerken, daß es sich bei Hordeum bulbosum, von dem sich je ein Horst im Botanischen Garten Bonn und im ökonomisch-botanischen Garten Bonn-Poppelsdorf befindet, wahrscheinlich ebenfalls wie bei Secale montanum Bonn um die vegetative Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze handelt. Beide Horste waren 1924 und 1925 (die Jahre, in denen sie auf Kornansatz geprüft wurden) vollständig steril. Der Blühvorgang verlief normal, die Blütezeit fällt ungefähr mit der von Secale cereale zusammen, liegt also 14 Tage früher als die von Secale montanum. Pollen und Fruchtknoten sind im reifen Zustande anscheinend normal. Ich habe jedoch die verschiedenen Entwicklungsstadien der Sexualorgane bei Hordeum bulbosum nicht untersucht. Die Kreuzungsversuche, die ich zwischen Hordeum bulbosum als Vater- und Mutterpflanze einerseits und Secale cereale vulgare und Secale montanum andererseits anstellte, schlugen alle fehl. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Exemplar von Hordeum bulbosum in der ökologischen Abteilung des Botanischen Gartens Bonn ein vegetativer Teil des Horstes aus dem ökonomisch-botanischen Garten Bonn-Poppelsdorf ist. Es ist das leicht möglich, da von jeher zwischen den beiden Gärten Pflanzen ausgetauscht wurden. Ich komme zu dieser Vermutung, weil es mir nicht gelungen ist, bei etwa 20 Versuchen aus einer Kreuzung der beiden Horste auch nur ein einziges Korn zu erzielen. — Über die kastrierten Ähren wurden die Krummrohre gestülpt, an beiden Enden mit einem Wattepfropfen verschlossen und an einem Haltestock mit Gummiringen befestigt. Da, wie ich durch den im Anfange dieses Kapitels angeführten Versuch festgestellt hatte, die geweißten Krummrohre bedeutend geringere Temperatur aufwiesen als die anderen, wurden alle Isolierrohre mit Kalk bestrichen, derart, daß nur die nach Norden befindliche Seite ungekalkt blieb, um eine leichte Beobachtung der Ähre zu gestatten. Die bedeutend geringere Menge des in den geweißten Krummrohren abgeschiedenen Transpirationswassers bewies die Zweckmäßigkeit dieser Maßnahme.

Die künstliche Bestäubung.

Bei der künstlichen Bestäubung der isolierten Ähren wandte ich zwei Verfahren an. In dem einen Falle wurde die Ähre der Vater-

pflanze kurz vor ihrer Blüte abgeschnitten und zu der isolierten Ähre eingeschlossen; die Ähre blieb dann mittels der nicht ganz abgeschnittenen Grannen über der kastrierten Ähre hängen und mußte so beim Aufblühen zwangsläufig die Bestäubung der letzteren vollziehen. Diese Art der künstlichen Bestäubung kommt der natürlichen sehr nahe und genügt auch vollständig für den Nachweis der Kreuzungsmöglichkeit zweier Formen. Ich konnte die Feststellung machen, daß die auf diese Weise bestäubten Ähren oft besser ansetzen als die mit der Stahlfeder oder Messer bestäubten. Ich führe das zurück auf eine selbsttätige Regulierung der Bestäubung dadurch, daß die Blütchen der Vaterpflanze sich erst dann öffnen und den Pollen entlassen, wenn in dem Isolierglas gleiche oder ähnliche Bedingungen vorhanden sind in bezug auf Wärme und Feuchtigkeit, wie sie die Blüte bzw. der Pollen normalerweise verlangt. Die am Spätnachmittag oder am Vormittag bis 9 Uhr vorgenommenen Bestäubungen durch Übertragung des Pollens mit der Feder versagten oft vollständig. Die beste Zeit für eine erfolgreiche Bestäubung war nach meinen Beobachtungen 12 bis 2 Uhr mittags. Die zum Zweck der späteren mikroskopischen Untersuchung vorgenommenen Bestäubungen wurden — um die Zeit der Bestäubung genau feststellen zu können — durch Übertragen des Pollens auf die Narbe mittels Stahlfeder oder Messerspitze vollzogen. Die benutzten Utensilien wurden jeweils vor Inangriffnahme einer neuen Bestäubung in 96%igem Alkohol gereinigt, um Fehler, die durch etwa noch anhaftende fremde Pollenkörner hervorgerufen werden konnten, auszuschalten.

Die Kreuzungen von Secale montanum Bonn mit Wild- und Kulturformen.

Um den Nachweis zu erbringen, daß es sich bei Secale montanum Bonn um einen Fall von Selbststerilität handelt, mußte versucht werden, durch Kreuzung mit anderen Secale montanum-Formen Fruchtansatz zu erzielen.

Es wurden deshalb Kreuzungen durchgeführt zwischen Secale montanum Bonn und allen mir zur Verfügung stehenden Secale montanum-Formen, die ich im Anfange meiner Arbeit bereits erwähnte. Alle diese Kreuzungen waren erfolgreich. Ebenfalls gelangen mir die Kreuzungen von Secale montanum Bonn als Mutterpflanze mit Secale cereale vulgare und einigen Hochzuchtformen von Secale cereale (Petkuser Roggen, Panzer-Roggen u. a. m.), sowie die reziproken Kreuzungen. Neben einem sterilen Horst von Secale montanum Bonn wurde im Frühjahr 1925 eine Parzelle von Secale cereale ausgesät. Beide Secale-

Arten blühten infolge der späten Aussaat von Secale cereale gleichzeitig. Bei der Ernte erhielt ich von dem Secale montanum-Horst denn auch wie erwartet eine ganze Menge Körner, die mit der größten Wahrscheinlichkeit Kreuzungsprodukte beider Formen waren. Ich fand zuweilen 4—6 Körner in einer Ähre. Die Secale montanum-Formen aus den verschiedenen botanischen Gärten hatten als gemeinsame Merkmale Spindelbrüchigkeit, die von den Spelzen fest umschlossenen Früchte und die Ausdauer. Die Spindelbrüchigkeit wies bei den verschiedenen Formen, wenn auch nicht große, so doch bemerkbare Unterschiede auf. Die größte Brüchigkeit zeigte die Spindel von Secale montanum vom Institut für Bodenkultur in Wien, die geringste die Formen aus den Botanischen Gärten Würzburg und Hamburg. Wesentliche Unterschiede ergaben sich jedoch in der Höhe der ährentragenden Halme, der Zwei- oder Dreiblütigkeit, der Korngröße und -farbe. Die größten Körner und die höchsten Halme (bis 1,50 m) hatten wieder die Würzburger und Hamburger Formen. Ich nehme deshalb an, daß diese Pflanzen keine reinen Wildformen mehr sind, sondern mehr oder weniger mit Kulturroggen bastardierten, was in botanischen Gärten, besonders wenn die Pflanzen in einem „System“ gruppenweise zusammenstehen, sehr leicht möglich ist. Die kleinsten Körner und niedrigsten Halme hatte Secale montanum Wien; diese Form zeigte den Charakter der Primitivform am typischsten. Die Ausbildung des 3. Blütchens in den Ährchen zeigten in besonders starkem Maße Secale montanum Halle und Secale montanum var. dalmaticum aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem. Bei beiden Formen waren alle möglichen Stadien in der Entwicklung des 3. Blütchens festzustellen. In einem Extrem war das 3. Blütchen nur als haarförmiges Rudiment, im anderen mit voll ausgebildeter Frucht versehen, vorhanden. Es waren außerdem alle Übergänge in der Entwicklung der männlichen wie der weiblichen Geschlechtsorgane festzustellen. Beide Extreme traten zuweilen innerhalb einer Ähre auf. Welche Ursachen für die Entwicklung oder Nichtentwicklung des 3. Blütchens maßgebend sind, vermag ich nicht zu entscheiden. Die am weitesten entwickelten 3. Blütchen befanden sich in der Regel im oberen Ährendrittel; dadurch erhielt die ganze Ähre ein keulenförmiges Aussehen. Die Kornfarbe war bei den einzelnen Formen verschieden, von schwarzbraun bis gelbbraun, bei den von mir gewonnenen Bastarden für jede Form aber doch immer einheitlich. Die Kreuzung Secale montanum Bonn × Secale montanum Halle ergab in fünf Fällen, in denen die Körner aufbewahrt worden waren, jedesmal Körner von derselben hellgelbbraunen Farbe. Die Gleichfarbigkeit ist m. E. ein Beweis für die erbliche Einheitlichkeit der ver-

schiedenen verwendeten Ähren; es stellen diese also wahrscheinlich die vegetative Nachkommenschaft eines einzigen Individiums dar. Die reziproke Kreuzung, von der ich leider nur noch die Körner einer einzigen Ähre aufgehoben hatte, waren entschieden dunkler, graugrün gefärbt. Der in einer Roggenparzelle abgeblühte Horstteil von Secale montanum Bonn lieferte Körner, die noch wesentlich dunkler und größer waren als die der eben erwähnten Kreuzungen. Zwischen dem Bonner und dem Hallenser Secale montanum sind zahlreiche Kreuzungen durchgeführt worden, die sämtlich Kornansatz zeitigten; ich mußte wegen mangelnder Zeit leider darauf verzichten, genaue Zählungen von Blütchen und Körnern durchzuführen. Um die Gewißheit zu haben, daß es auch wirklich der Pollen von Secale montanum Bonn ist, der die Befruchtung vollzieht, mußten dieselben Kreuzungen mit kastrierten Ähren wiederholt werden, was ich 1926 durchführte. Ich fand durch diese Wiederholung das Ergebnis von 1925 bestätigt, daß nämlich die Kreuzung zwischen Secale montanum Bonn und Secale montanum Halle nach beiden Richtungen bedingungslos durchführbar ist, vorausgesetzt natürlich, daß die Mutterpflanze im Stadium der Empfängnisreife ist und der Pollen aus eben stäubenden Antheren verwendet wird.

Zytologisch ließ sich nach allen Bestäubungen mit idividuenfremden Pollen Embryo- und Endospermbildung feststellen, und zwar war das Endosperm in allen diesen Fällen sehr lebhaft in der Entwicklung begriffen, wenn der befruchtete Eikern sich noch nicht einmal geteilt hatte. Es zeigte sich der bereits angelegte Endospermschlauch im mikropylaren Ende des Embryosackes von Secale montanum aus einer Ähre, die kastriert, isoliert und mit Pollen von Secale montanum Halle bestäubt worden war, in einem Stadium, in welchem die befruchtete Eizelle sich erst in der Prophase der ersten Teilung befand.

Erfolgte dagegen eine Bestäubung mit nur eignem Pollen, so war selbst 5—6 Tage nach der Bestäubung der sekundäre Embryosackkern noch ungeteilt, es erfolgte keine Endospermbildung.

Genau wie bei Secale montanum Bonn und Secale montanum Halle verliefen die Kreuzungsversuche mit den anderen Secale montanum-Formen, die ich ebenfalls in zwei aufeinanderfolgenden Jahren erfolgreich durchführte. Die Kreuzung von Secale montanum Bonn und auch der anderen Secale montanum-Formen mit hochgezüchteten Kulturformen waren ebenfalls leicht durchführbar, was bereits v. Tschermak, wie er 1906 berichtet, in großem Maßstabe gelungen war.

Die Sterilität des Secale montanum-Horstes im Poppelsdorfer ökonomisch-botanischen Garten war durch diese Versuche einwandfrei

als Selbststerilität erkannt, und die Voraussetzung, daß der ganze Horst aus einem einzigen Korne entstanden sei, wird durch den negativen Ausfall aller Kreuzungsversuche zwischen den Ähren des Horstes zur höchsten Wahrscheinlichkeit.

Bei den zahlreichen Glasisolierungen, die ich ohne Kastration vornahm, um vor allem bei den fruktifizierenden Formen die Selbststerilität nachzuweisen, fand ich in zwei Fällen bei Secale montanum Bonn, in einem Falle bei Secale montanum Würzburg und in zwei Fällen bei Secale montanum Hohenheim je ein Korn; in einem Falle bestand dieses Korn (bei der Hohenheimer Form) nur aus der Fruchthülle.

Der Isolierungsversuch war mit je 10 Ähren von jeder Form durchgeführt und jede Ähre auf 54 Blütchen zurückgeschnitten worden.

		Körner auf 540 Blütchen	%
Secale montanum	Bonn	2	0,38
„ „	Hohenheim	2 (1)	0,38 (0,19)
„ „	Würzburg	1	0,19
„ „	Hamburg	0	—
„ „	Berlin-Dahlem	0	—
„ „	Wien	0	—
„ „	Halle	0	—

Diese geringen Prozentsätze haben praktisch natürlich keine Bedeutung. Theoretisch liegen sie durchaus im Bereiche der Möglichkeit. Durch eine Häufung günstiger Umstände mag es dem eigenen Pollenschlauch wohl einmal gelingen, eine Befruchtung durchzuführen und ein keimfähiges Samenkorn zu erzeugen; dieser Fall muß aber bei Secale montanum als Ausnahme gelten und als Anomalie bezeichnet werden. Es darf auch nicht außer acht gelassen werden, daß trotz aller Vorsicht, die bei den Versuchen angewandt werden muß, doch immer noch genug Fehlermöglichkeiten vorliegen, die gar nicht oder nur schwer auszuschalten sind. So sind z. B. die Wattepfropfen der Krummrohre ein sehr beliebter Aufenthalt des Ohrwurmes; wenn auch die Wahrscheinlichkeit der Übertragung fremden Pollens durch dieses Insekt wegen seiner glatten Körperoberfläche nicht sehr groß ist, so liegt sie doch nicht außerhalb der Möglichkeit.

So kann die Selbststerilität der von mir untersuchten Secale montanum-Formen als eine sehr weitgehende, wenn nicht absolute bezeichnet werden.

B. Die Gattung Iris.

Die Beobachtung, daß verschiedene Iridaceen reichlich Frucht ansetzen, andere dagegen nie oder selten Fertilität zeigen, gab Veranlassung,

Untersuchungen über die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens vorzunehmen.

1. Die Pollensterilität von Iris pallida.

Iris pallida setzte während der Beobachtungsjahre 1925 und 1926 im ökonomisch-botanischen Garten Bonn-Poppelsdorf keine Frucht an. Im botanischen Garten Bonn dagegen wohl auf einer Parzelle, die im „System" zwischen einer Anzahl „guter Arten" angelegt war. Die Untersuchung des Pollens zeigte dessen vollkommen degeneriertes Aussehen. Keimungsversuche mit Rohr- und Traubenzucker in 1—40%iger Lösung auf Agar-Agar verliefen ergebnislos. Die im Parallelversuch zur Kontrolle ausgesäten Pollenkörner von Iris sibirica und Iris Pseudacorus, zweier stark fruktifizierender Arten, keimten unter den gleichen Bedingungen schnell und vollständig.

Iris pallida.

Die morgens zwischen 4 und 6 Uhr in Alkohol fixierten Blütenknospen von Iris pallida enthielten Antheren, deren Pollenmutterzellen in lebhafter Teilung begriffen waren. In den verschieden weit entwickelten Blütenanlagen eines Sprosses ließen sich fast alle Stadien der Pollenentwicklung nachweisen.

Die Synapsis verlief bei Iris pallida anscheinend regelmäßig: Die Diakinese zeigte sehr oft den chromatischen Kerninhalt an der Kernmembran lokalisiert, so daß der Kern aus einer großen Vakuole zu bestehen schien. Es ist möglich, daß diese Vakuolisierung des Kernes bereits der Ausdruck einer beginnenden Degeneration ist. Tischler erwähnt derartige Fälle in seiner „Karyologie" und bezeichnet sie mit „vakuolischer Degeneration". Die nun folgende Spindelanlage sah ich immer nur zweipolig ausgebildet.

Das Auseinanderweichen der Chromosomen verlief ungleichmäßig. Es kam vor, daß ein Chromosom den Spindelpol schon erreicht hatte, während die übrigen sich eben erst voneinander getrennt hatten. Häufiger konnte ich feststellen, daß „nachhinkende" Chromosomalsubstanzen die Pole überhaupt nicht erreichen, sondern auf dem Wege innerhalb der Spindel stecken blieben. Zuweilen fanden sich auf beiden Seiten, zuweilen nur auf einer Seite des Spindeläquators, solche Chromosomalsubstanzen in der Telophase vor. Es ist anzunehmen, daß diese bei Iris pallida in der heterotypen Teilung der Pollenmutterzellen auftretenden Unregelmäßigkeiten mit zu der Bildung lebensunfähigen Pollen beitragen.

Inwieweit die Embryosäcke normal entwickelt sind, konnte ich nicht feststellen; aus der gelegentlichen Fertilität einiger Pflanzen, die im Botanischen Garten in Bonn im „System" stehen, läßt sich aber schließen, daß die Embryosäcke wenigstens teilweise normal ausgebildet sind und zu ihrer Befruchtung nur des Pollens einer „guten Art" bedürfen. Bis zur endgültigen Klärung dieser Frage, die weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben muß, möchte ich die Sterilität von Iris pallida als von der unregelmäßigen Entwicklung des Pollens verursacht annehmen.

Bei Iris germanica konnte ich eine noch stärkere Degeneration des bestäubungsreifen Pollens als bei Iris pallida feststellen. Alle Keimungsversuche verliefen auch hier negativ. Im Botanischen Universitätsgarten fand ich aber nichtsdestoweniger wiederum im „System" eine Parzelle von Iris germanica, die relativ stark fruktifizierte, trotzdem auch der Pollen dieser Pflanzen degeneriert war. Allerdings enthielt die Fruchtkapsel immer nur einzelne ausgebildete Samen, zuweilen nur einen einzigen. Die Kapsel war aber trotzdem kräftig und normal ausgebildet, während sie beim Ausbleiben jeder Samenbildung gar nicht über das Stadium, indem sie sich zur Zeit der Blüte befindet, hinauskommt. Herr Wiesemann, Inspektor des Botanischen Gartens Bonn, überließ mir liebenswürdigerweise einige dieser Samen; es gelang mir aber nicht, sie zum Keimen zu bringen, trotzdem die Samenkörner anscheinend normal entwickelte Keimlinge enthielten. Die Samen waren in Tonschalen mit gewöhnlicher Gartenerde ausgelegt worden; zur Kontrolle wurden Samen der normal fruktifizierenden Iris ochroleuca ausgesät. Nach 8 Monaten waren die Samen von I. germanica bis auf einen Teil der Samenschale verwest, während die I. ochroleuca-Samen bereits Keimpflanzen von 6 cm Durchschnittshöhe ergeben hatten. Die fruktifizierende Iris germanica im Botanischen Universitätsgarten Bonn hatte etwas hellere Blütenblätter als die des ökonomisch-botanischen Gartens Bonn-Poppelsdorf und anderer Standorte; es besteht somit die Möglichkeit, daß es sich bei dieser fruktifizierenden Form nicht mehr um eine reine Iris germanica, sondern um einen Bastard der Iris germanica mit irgendeiner anderen Iris-Art handelt.

2. Ergebnisse verschiedener Iris-Kreuzungen.

Iris pallida und Iris germanica wurden bestäubt mit Pollen von Iris Pseudacorus und Iris sibirica, zweier Arten, die einwandfrei keimfähigen Pollen besitzen. Je 30 Bestäubungen wurden vorgenommen. In keinem Falle machte sich ein Fruchtknotenansatz bemerkbar, auch keinerlei Stimulation des Fruchtknotenwachstums, wie ich das bei Marica

Nordiana, einer brasilianischen Iridacee feststellen konnte, war zu bemerken. Die für die Kreuzung bestimmten Pflanzen wurden ganz unter Gazekästen isoliert und die einzelnen Blüten täglich vor dem Entfalten kastriert. Die Staubbeutel waren in diesem Entwicklungsstadium noch vollständig geschlossen. Bei der Bestäubung wurde die der Anthere abgekehrte Seite des Narbenläppchens, die einzige empfängnisfähige Stelle der Iris-Narbe, mit einer Messerspitze voll Blütenstaub bedeckt.

Der Gedanke, daß das Nichtansetzen der Fruchtknoten auf vorzeitigen Nährstoffentzug zugunsten des Rhizoms zurückzuführen sei, wie es nach Lindemuth bei Lilium candidum der Fall ist, veranlaßte mich, auch einige dahingehende Versuche durchzuführen. Sofort nach der Bestäubung wurden die Blütensprosse direkt über dem Erdboden abgeschnitten und in täglich erneuertes Wasser gestellt. Aber auch hierbei war der Erfolg ein negativer. Iris pallida und Iris germanica waren nicht zum Ansetzen zu bewegen. Die von Lindemuth angegebene Methode wandte ich auch an bei Iris sibirica, die mit Pollen von Iris Pseudacorus bestäubt war. Eine Reihe von Blütensprossen, deren Fruchtknoten sich vier Wochen nach der Bestäubung als lebensfähig erwiesen hatten, wurden über der Erde abgeschnitten und in Wasser gestellt. Diese Fruchtknoten entwickelten sich kaum besser als die derselben Kreuzung, die unter den natürlichen Umständen im Garten stehen geblieben waren. Fig. 2 zeigt die auf abgeschnittenen Sprossen, Fig. 3 die unter natürlichen Umständen gewachsenen Fruchtknoten der gekreuzten Blüten und zum Vergleich einige normale Kapseln von frei abgeblühten Pflanzen.

Bei der Kreuzung Iris sibirica ♀ × Iris Pseudacorus ♂ läßt sich leicht Fruchtknotenbildung erzielen. Das Wachstum dieser Fruchtknoten hält anfänglich mit dem der normal abgeblühten Pflanzen gleichen Schritt; erst gegen Ende der Vegetation blieben erstere im Wachstum gegenüber den anderen zurück und waren am Ende der Vegetation bedeutend kleiner als diese (Fig. 3).

Der Zeitpunkt der Reife bzw. des Aufspringens der Kapseln, der durch Kreuzung erhaltenen Fruchtknoten lag etwa 14 Tage später als der der normal abblühenden. Die von den im Wasser stehenden Pflanzen erhaltenen Fruchtknoten sprangen überhaupt nicht auf.

Die Kapseln der gekreuzten Blüten waren gefüllt mit Samen, die aber keinen Keimling und kein Endosperm enthielten.

Dieses Ergebnis stimmt überein mit dem, was H. Fitting (1909, S. 203) von seinen Beobachtungen an tropischen Orchideen mitteilt, daß nämlich „eine Ausbildung von Früchten bis zur normalen Größe und

Reife oder wenigstens die Anfänge der Blütenumbildung zur Frucht bei vielen Pflanzen auch möglich ist, unabhängig vom Wachstum der Embryonen".

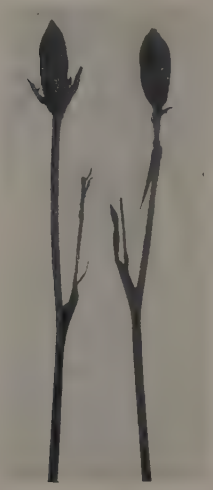


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 2. Iris sibirica ♀ × Iris Pseudacorus ♂, 4 Wochen nach der Bestäubung abgeschnitten und in Wasser gestellt, reifte vollständig aus.

Fig. 3. Links: Iris sibirica ♀ × Iris Pseudacorus ♂ im Freien an der Pflanze ausgereift.
Rechts: normale Kapseln von Iris sibirica.

Fig. 4. Links: Iris Pseudacorus ♀ × Iris sibirica ♂ an der Pflanze ausgereift.
Rechts: normale Iris Pseudacorus-Fruchtkapseln.

Die entgegengesetzte Kreuzung Iris Pseudacorus ♀ × Iris sibirica ♂ (Fig. 4) lieferte ein etwas günstigeres Ergebnis. Der Fruchtknoten als solcher blieb wohl hinter den normal entwickelten zurück, weil er eine geringere Anzahl von Samen enthielt, die aber infolge Raumüberflusses sich seitlich ausdehnen konnten und so eine von der normalen sehr abweichende Form annahmen. Es gelang mir aber auch nicht diese Samen zum Keimen zu bringen, trotzdem ein anscheinend normaler Keimling vorhanden war.

Um die Möglichkeit einer apogamen Entwicklung von Samen bei den Iridaceen zu prüfen, hatte ich eine große Menge von Blüten verschiedener Arten kurz vor dem Öffnen kastriert und durch Gazekästen oder -beutel vor Insektenbesuch geschützt. Iris sibirica, Iris Pseudacorus, Iris germanica, Iris pallida, Iris japonica, Iris ochroleuca, Iris squalens und Iris florentina zeigten in keinem Falle Ansatz.

Bei dem Versuch, eine Kreuzung zwischen Iris ochroleuca und Iris japonica einerseits und Iris ochroleuca und Iris Pseudacorus andererseits durchzuführen, mußte ich die Erfahrung machen, daß sich diese Pflanzen gegenseitig nicht nur nicht befruchten, sondern daß aus dem Zusammentreffen der verschiedenen Geschlechtsorgane dieser Pflanzen eine Art Giftwirkung resultiert. Bei der ersten Kreuzung zeigten die künstlich bestäubten Fruchtknoten bereits nach einigen Tagen starke Absterbeerscheinungen im Gegensatz zu nichtbestäubten, kastrierten und isolierten Pflanzen. Bei der Kreuzung Iris ochroleuca × Iris Pseudacorus und umgekehrt war dasselbe Verhalten festzustellen. Während die Fruchtknoten der isolierten Blüten 14 Tage oder länger turgeszent und frisch blieben, fielen die Fruchtknoten der kreuzweise bestäubten Blüten mit dem Rest der Korolle schon nach 2 Tagen ab, indem sie sich bräunlich verfärbten. Dieses Verhalten bei der Kreuzung erinnert lebhaft an das, was Fr. Müller[1]) von dem Verhalten einiger Orchideen bei Selbstbestäubung berichtet hat.

Zusammenfassung.

Sterilität im Pflanzenreich läßt sich definieren als: Unfähigkeit der Pflanzen entwicklungsfähige Zygoten zu bilden.

Selbststerilität ist die Unfähigkeit der Pflanzen, aus blüten-, individuen- oder kloneignen Sexualzellen entwicklungsfähige Zygoten zu bilden.

Die Sterilität des Secale montanum-Horstes Bonn-Poppelsdorf ist eine weitgehende Selbststerilität, veranlaßt durch den Umstand, daß der ganze Horst von einer einzigen Pflanze durch vegetative Vermehrung entstanden ist; denn:

Pollen- und Embryosackentwicklung verlaufen bei Secale montanum normal; ebenso die Vorgänge während und nach der Befruchtung. In den befruchteten Embryosäcken entwickelt sich das Endosperm sehr rasch. Bei der ersten Teilung der befruchteten Eizelle hat sich schon ein einschichtiger Wandbelag gebildet.

1) Zit. bei Fr. Hildebrand (1868, S. 113).

Bei Kreuzung von Secale montanum Bonn mit anderen Secale montanum-Formen und ebenso mit Kulturroggenformen läßt sich leicht Fruchtansatz erzielen.

Der blüten-, individuen- und kloneigne Pollen keimt auf der Narbe fast ebenso gut wie fremder Pollen, jedoch dringen die Schläuche nicht weit ins Narbeninnere ein, meist nicht einmal so weit, daß die Pollenkörner vollständig vom Plasma entleert sind.

Bei Nichtbestäubung mit fremdem Pollen erfolgt auch keine Endospermbildung. Beim Ausbleiben der Befruchtung bleiben die Ährchen von Secale montanum und auch die des Kulturroggens in den Isoliergläsern wochenlang in Blüte. Wahrscheinlich behalten die weiblichen Genitalien für die Blühdauer ihre Empfängnisfähigkeit bei.

Auf dieselbe Weise wird sich die „Sterilität" mancher guten Arten erklären lassen.

Die Pollensterilität von Iris pallida ist zum Teil auf den Verlust an Chromosomalsubstanz bei der heterotypen Teilung der Pollenmutterzellen zurückzuführen.

Iris germanica und Iris pallida waren auch durch Kreuzung mit verschiedenen „guten Arten" nicht zum Fruchtansatz zu bringen. Wenn die Individuen des Botanischen Universitätsgartens Bonn dagegen teilweise Frucht ansetzten, so konnte das daran liegen, daß hier keine reinen Arten mehr vorlagen, da solche durch ihren Standort im „System" neben einer besonders großen Anzahl von „guten Arten" dauernd der Bastardierung ausgesetzt waren.

Die Kreuzung Iris sibirica ♀ × Iris Pseudacorus ♂ bringt es zur Bildung von Fruchtknoten, die aber nur mit embryo- und endospermlosen Samen gefüllt sind. Die Samen aus der umgekehrten Kreuzung hatten einen anscheinend normal ausgebildeten Embryo, der jedoch nicht zur Keimung angeregt werden konnte. Die Ursache der hier vorliegenden totalen Kreuzungssterilität bleibt noch zu ermitteln. Es besteht einmal die Möglichkeit, daß eine Befruchtung stattfindet, Embryo und Endosperm gebildet werden, die im Laufe der Entwicklung zugrunde gehen; oder es ist die Bildung der tauben Samen nur eine Folge des Bestäubungsreizes.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf angefertigt. Herrn Prof. Dr. M. Koernicke bin ich für seine entgegenkommende Raterteilung bei Anfertigung der Arbeit zu besonderem Dank verpflichtet. Eben-

falls habe ich Herrn Privatdozent Dr. W. Riede für seine anregende Unterstützung bestens zu danken.

Benutzte Literatur.

Becker-Dillingen, J., 1927, Handbuch des Getreidebaues.

Becker, K., 1920, Untersuchungen über die Ursache der Sterilität bei einigen Prunaceen. Dissert. Halle a. S.

Belling, J., 1914, The Mode of Inheritance of Semi-Sterility in the Offspring of Certain Hybrid Plants. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 12, S. 303.

Buchenau, F., Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abh. d. Naturw. Ver. Bremen, II, S. 392.

Cammerloher, H, 1927, Über einige Fälle von Unfruchtbarkeit kultivierter Pflanzen fremder Florengebiete. Bot. Zeitschr., Bd. 76, S. 57.

Correns, C., 1905, Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, H. 3.

— 1912, Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. d. Mediz.-Nat. Ges. 84. Vers. Deutscher Naturforscher und Ärzte.

— 1924, Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft. Berlin.

Darwin, Ch., 1868, Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Bd. 2. Übersetzung von V. Carus.

East, 1915, The Phenomenon of selfsterility. The Americ. Naturalist, 49.

— 1918, Intercrosses between self-sterile plants. Brooklyn Bot. Garden Memoirs 1.

— 1919, Studies on selfsterility III. The relation between self-fertile and self-sterile plants. Genetics 4.

— u. Park, 1917, Studies on self-sterility I. The behaviour of self-sterile plants. Genetics 2 (Ref. in Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl. 1922, Bd. 27).

Engelbrecht, Th., 1917, Über die Entstehung des Kulturroggens. Festschrift für Eduard Hahn, Stuttgart.

Exo, A., 1916, Poa alpina und die Erscheinung der Viviparie bei ihr. Dissertation Bonn.

Fischer, H., 1905, Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen. Flora.

Fitting, H., 1909, Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biol. Centralbl., Bd. 29.

Focke, W., 1890, Versuche und Beobachtungen über Kreuzungen und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Abh. d. Naturw. Ver. Bremen, Bd. 11.

— 1892, Die Keimung von Kerria usw. Ibidem Bd. 12.

— 1893, Über Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen. Ibidem Bd. 12.

Goebel, K., 1879, Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Ztg., 37. Jahrg.

— 1886, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. Pringsh. Jahrb., Bd. 14.

— 1889, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil.

Hildebrand, Fr., 1868, Notizen über Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen. Bot. Ztg., 26. Jahrg.

Himmelbaur, W., 1926, Zur Entwicklungsgeschichte von Crocus sativus. L. Tschirch-Festschrift.

Jost, L., 1905, Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. D. Bot. Ges., 23.

— 1907, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg.

Karsten, G., 1906, „Phanerogamen" im Bonner Lehrbuch der Botanik, 8. Aufl und später.

Kindler, Th., 1914, Gametophyt und Fruchtansatz bei Ficaria ranunculoides. Oesterr. Bot. Zeitschr., Bd. 64.

Kinzel, W., 1916, Über die Viviparie der Gräser und ihre Beziehungen zu ähnlichen Störungen der normalen Fruchtentwicklung, sowie zu Mißbildungen anderer Art. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. 26.

Klebs, G., 1895, Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Verh. d. Naturf. Ges. in Basel, Bd. 10.

— 1909, Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., 5. Abh.

Koernicke, Fr., Die Entstehung und das Verhalten neuer Getreidevarietäten.

— M., 1897, Untersuchung über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Dissertation Bonn.

Lehmann, Ernst, 1919, Über die Selbststerilität von Veronica syriaca. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 21.

Lindemuth, H., 1896, Über die Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst sterilen Pflanzenarten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14.

Löw, O., 1905, Stickstoffentziehung und Blütenbildung. Flora, Bd. 94.

Modilewsky, J., 1908, Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, Bd. 98.

Mottier, D. M., 1898, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31.

Mücke, M., 1908, Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von Acorus calamus. Bot. Ztg., 66. Jahrg.

Schneider, C. K., 1917, Illustriertes Handwörterbuch der Botanik, 2. Aufl.

Schulz, Aug., 1910, Die Geschichte des Roggens. 39. Jahresber. d. Westf. Prov.-Ver. f. Wiss. u. Kunst, Münster.

— 1913, Beiträge zur Kenntnis der kultivierten Getreide und ihrer Geschichte. I, II und III. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 84.

— 1918, Abstammung und Heimat des Roggens. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 36, H. 1.

Schwarzenbach, Fr., 1922, Untersuchungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera. Flora, Bd. 15.

Stolze, K. V., 1924, Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und Chromosomengröße im Pflanzenreich. Dissertation Bonn.

Strasburger, E., 1908, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv für Zellforschung.

— 1910, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Pringsh. Jahrb., 47.

Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, 1923, Lehrbuch der Botanik, 16. Aufl., hrsg. von Fitting, Jost, Schenk, Karsten.

Tischler, G., 1903a, Wachstumserscheinungen in den Samenanlagen von Cytisus Adami Poir. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21.

— 1903b, Über Embryosackobliteration bei Bastardpflanzen. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 15.

— 1906, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryoniabastard. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24.

— 1910, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. I. Archiv für Zellforschung, Bd. 5, H. 4.

— 1921—22, Pflanzenkaryologie im Handbuch der Pflanzenanatomie, 1. Abt., 1. Teil, Bd. 2.

Treub, M., 1905, Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, 2. Ser., Vol. 5.

Tschermak, E. v., 1906, Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenztheorie. Biol. Centralbl., Bd. 26.

— 1921, Beiträge zur Vervollkommnung der Technik der Bastardierungszüchtung der vier Hauptgetreidearten. Zeitschr. f. Pflanzenzucht, Bd. 8, H. 1.

Ziegler, A. u. Branscheidt, P., 1927, Pollenphysiologische Untersuchungen an Kern- und Steinobstsorten in Bayern und ihre Bedeutung für den Obstbau. (Aus dem Laboratorium für Reben- und Obstzüchtung an der Staatlichen Bayerischen Hauptstelle für Rebenzüchtung, Würzburg.)

Eingegangene Literatur.

Gams, Von den Follatères rur Dent de Morches. (Verlag von Hans Huber, Bern.)

Oechslin, Wald und Wirtschaftsverhältnisse im Kanton Uri. (Verlag von Hans Huber, Bern.)

Walther, H., Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. (Verlag von Gustav Fischer, Jena.)

Hegi, G., Flora von Mitteleuropa (5. Bd.). (J. F. Lehmanns Verlag, München.)

Druck von Anton Kämpfe in Jena.

Asplenium viride Huds. forma daedalum.

Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels.

Von **K. Giesenhagen** † (München).

Mit 11 Abbildungen im Text.

I.

Wenn man von den an extreme Standortsverhältnisse gebundenen var. angustius Norman im arktischen Norwegen und forma alpina Schleicher in der alpinen Hochregion absieht, so zeigt Aspl. viride im Gegensatz zu anderen verwandten Formen von ähnlicher Verbreitung und Häufigkeit in seiner Gestaltung nur geringe Veränderlichkeit. Man hat allerdings nach der Gestaltung der Fiedern, insbesondere nach der Größe und Umrißform und nach dem Grade der Kerbung oder Teilung des Randes eine Reihe von Formen aufgestellt, z. B.:

incisum, Bernoulli,	bipinnatum, Clowes,
inciso-crenatum, Milde,	microphyllum, Christ,
erosum, Krieger,	oblongum, Christ.
sectum, Milde,	

Aber diese Formen sind keineswegs durch scharfe Grenzen gegen die Normalform und gegeneinander abgetrennt. Vielfach sind allmähliche Übergänge vorhanden und nicht selten finden sich die Abweichungen vom Typus nur an vereinzelten Wedeln der Exemplare. Ja, es kommt vor, daß die verschieden gestalteten Fiedern an der Spindel eines Wedels nebeneinander angetroffen werden, also sicherlich innerhalb der Variabilitätsgrenzen des Individuums liegen. Asplenium viride teilt die darin zum Ausdruck kommende Formbeständigkeit mit anderen alten, im System isoliert stehenden Arten, und wie bei diesen gehört auch bei ihm das Auftreten von Monstrositäten zu den Seltenheiten. Nur eine vermutlich in der Mechanik der Farnblattentwicklung begründete und deswegen bei zahlreichen Arten der Farne häufiger auftretende Abnormität, die Gabelung des Wedels ist auch bei Asplenium viride hin und wieder beobachtet worden, allerdings immer nur an einzelnen Wedeln der im übrigen normalen Pflanzen. Sadebeck hat vor mehr als 30 Jahren einmal einen Fall der Gabelung der Blätter des Asplenium viride be-

schrieben[1]), der ihm deswegen bemerkenswert erschien, weil die kräftig entwickelte Pflanze, welche er während zweier Jahre lebend an ihrem natürlichen Standort beobachten konnte, im Sommer 1894 unter 38 neugebildeten 15 gegabelte Wedel aufwies und weil auch unter den vorjährigen und zweijährigen Wedeln die Gabelung sehr häufig war. Immerhin war auch hier die Mehrzahl der Wedel normal ausgebildet. An zwei Wedeln beobachtete Sadebeck sogar eine wiederholte Gabelung. Bei dem einen beschränkte sich die Abnormität darauf, daß das Endfiederchen des einen Gabelastes gegabelt war, beim anderen waren Gabeläste zweiter Ordnung mit normalen Seiten- und Endfiederchen gebildet.

Dadurch, daß die Gabeläste der Wedel in der Ausgestaltung der Spindel und der Blättchen wiederum das Aussehen der normalen Wedelspitze annahmen, sind die Exemplare, an denen gegabelte Wedel auftreten, in ihrer Gesamterscheinung von den normalen Stöcken nicht gerade auffällig verschieden.

Angesichts der bisher beobachteten Beharrlichkeit, mit der Asplenium viride selbst unter wechselnden Außenbedingungen den Typus bewahrt, war es für mich überraschend, an dem natürlichen Standort des Farn, im Bergwald der Kalkalpen, heuer zum erstenmal monströsen Exemplaren zu begegnen, deren weitgehende Abweichung vom Typus auch bei oberflächlicher Beobachtung nicht wohl übersehen werden kann, also bisher auch wohl noch keinem Botaniker vor Augen gekommen ist.

Jeder Wedel endigt oben in einer fächerförmigen Laubausbreitung, die keine Blättchen ausgliedert, sondern sich aus einem dichotomischen Verzweigungssystem zusammensetzt, dessen Flanken einen gleichmäßigen Laminarsaum tragen und bisweilen ganz oben in eine zusammenhängende Fläche mit gegabelter Nervatur übergehen. Diese Laubausbreitung für sich betrachtet, ähnelt dem dichotomisch gelappten Thallus einer Marchantiacee. In dem unteren Abschnitt, etwa bis zu einer Höhe von 5 bis 6 cm, sind die Wedel normal gebaut und mit fertilen Fiedern besetzt, die allerdings meist unter Durchschnittsgröße bleiben. Dem folgt nach oben hin eine mehrfach gabelästige Verzweigung der Spindel. Die primären und sekundären Gabeläste, deren schwankende Länge von wenigen Millimetern bis zu 1,5 cm betragen kann, tragen meistens noch Fiederblättchen, die aber in der Regel an Größe noch hinter den am unteren Spindelabschnitt stehenden zurückbleiben. Bei den weiteren Gabelungen werden die Fiederblättchen immer kleiner und verschwinden

1) Ber. der D. Bot. Gesellsch., Bd. XII (1894), S. 345.

endlich ganz. Die von Fiederblättchen freibleibenden Gabeläste der Spindel aber wandeln sich direkt in die abnorme Laubausbreitung um, indem die wulstigen Knorpelränder, welche die Spindel der Normalform auf der Bauchseite rinnig erscheinen lassen, in ca. $^1/_2$ mm breite Flügelsäume übergehen. Das Gewebe dieser Laminarsäume hat die gleiche Ausbildung wie das der Fiederblättchen und dient ebenso wie jenes gleichzeitig der Assimilation und der Hervorbringung der in normal gestalteten Sori vereinigten Sporangien.

Fig. 1. Asplenium viride Huds. forma monstrosa daedalum. n. f.

Ich fand den seltsamen Farn bei einer Bergwanderung am 26. Sept. 1926 im Johannestal des Karwendelgebirges an dem Reitweg, der von Hinterriß über das Luchseck am waldigen Osthange des Stuhlkopfes nach dem kleinen Ahornbogen führt, etwas oberhalb des Johannestal-Niederlegers an einem bemoosten Felsblock. Von den drei Exemplaren, die ich einsammelte, sind zwei in gepreßtem Zustande in Fig. 1 in natürlicher Größe abgebildet. Das dritte Exemplar habe ich eingepflanzt. Es hat in der Kultur vier junge Wedel getrieben, die am Gipfelende ausnahmslos wieder die gleiche Abnormität wie die erwachsenen Wedel

erkennen lassen. Die wenigen Sporen, die ich noch an den gesammelten Exemplaren antraf, sind wohl zum Teil noch gekeimt, haben aber keine Embryonen geliefert. Wie Fig. 1 erkennen läßt, zeigen alle Wedel jedes Exemplares die gleiche Abnormität; normale unverzweigte Wedel scheinen an den von mir beobachteten drei Pflanzen überhaupt nicht zur Entwicklung zu kommen.

Die Wedelgruppen der drei Pflanzen bestanden nur zum Teil aus diesjährigen, lebendigen Blättern, welche bei der Auffindung bereits ausgereifte und meist entleerte Sporangien trugen. Daneben waren am Rhizom unterhalb der lebenden entspringende, also ältere monströse Wedel vorhanden, deren Gewebe bereits abgestorben war. Auch sie trugen Sori mit entleerten Sporangien, dürften also wohl aus dem Vorjahre (1925) stammen. Von einigen Wedelresten der kleineren der beiden abgebildeten Pflanzen, die am weitesten vom Sproßscheitel entfernt entspringen und durch starke Krümmung ihrer Spindel auffallen, glaube ich annehmen zu dürfen, daß sie bereits aus dem Sommer 1924 stammen. Ihre Spreitenteile sind zerfallen, nur bei einem ist ein kleiner Rest so weiter halten, daß das Vorhandensein der Monstrosität auch bei ihm noch sicher konstatiert werden kann. Ich glaube daraus schließen zu dürfen, daß die Monstrosität der Wedel wirklich auf einer dem ganzen Pflanzenstock inhärenten Anlage beruht und nicht, wie die von Sadebeck erwähnte Gabelteilung, als eine gelegentlich auftretende „Knospenvariation" einzelner Wedel angesehen werden darf. Wir dürfen in der Gestaltveränderung unserer Form also eine Mutation erblicken. Bezüglich der biologischen Bedeutung gilt ungefähr das gleiche, was Goebel über eine ähnliche Mißbildung bei Athyrium filix femia gesagt hat[1]). Durch die Zusammendrängung der Laubteile am Wedelgipfel wird die Assimilationsarbeit gestört. Die Flächenverbreiterung stellt für Regen, Schnee und Sturm eine vergrößerte Angriffsfläche dar und kann dadurch zu Beschädigungen des Wedels Veranlassung werden.

Für die Zwecke der Systematik ziehe ich die Beschreibung der neuentdeckten Form in folgende Sätze zusammen: Asplenium viride Huds. forma monstrosa daedalum.

Sämtliche Wedel der Pflanze sind in der unteren Hälfte oberhalb des Stieles normal gefiedert; darüber geht der Wedel durch oft wiederholte Gabelung der Spindel in ein querbreiteres, fächerförmiges Verzweigungssystem über, an dessen oberen Spindelgliedern statt der Fiederblättchen ununterbrochene, ca. $^1/_2$ mm breite Laminarsäume als Assimilationsflächen und zugleich als Träger der Sori auftreten.

1) Organographie, II. Aufl., Teil II, Heft II, S. 1065.

Auf moosbewachsenem Felsblock im Bergwalde des Karwendel ca. 1150 m ü. M. leg. Giesenhagen 26. Sept. 1926.

II.

Überblickt man die Veränderungen, welche die f. m. daedalum gegenüber der Normalform des Asplenium viride aufweist, so ergibt sich, daß die Abweichungen von der Norm im wesentlichen auf drei Momenten des Entwicklungsgeschehens beruhen, welche wohl korrelativ

Fig. 2. Asplenium viride f. daedalum. A Ein Wedel von der Unterseite. B Ein anderer Wedel von oben. I—IV Querschnittbilder, deren Lage bei A mit den gleichen Ziffern angedeutet ist.

miteinander verknüpft sein mögen, aber doch jedes für sich als selbständige Entwicklungsschritte die Endgestaltung der monströsen Form bedingen. Es sind einmal die Gabelungen der Rhachis, zweitens die Verkümmerung und Unterdrückung der Fiederblättchen und drittens die Umwandlung der Rhachis in eine Assimilationsfläche, die zugleich an ihrer Unterseite Sori hervorbringen kann.

Die Gabelung der Rhachis ist eine bei Farnen der verschiedensten Gruppen oft beobachtete Bildungsabweichung und, wie oben berichtet, auch für Asplenium viride als Abnormität bekannt. Die relative Häufigkeit dieser Erscheinung bei Farnwedeln wird verständlich, wenn man bedenkt, daß es in der einzigen Scheitelzelle am Gipfel des Wedels nur einer geringfügigen Änderung der Zellteilung bedarf, um statt einer neuen Scheitelzelle und einer minderbegabten Segmentzelle, die in der Einflußsphäre ihrer bevorzugten Schwester verbleibt, zwei gleichgroße und gleichbegabte Zellen entstehen zu lassen, die dann beide selbständig als Scheitelzellen weiterwirken. Wir können in einem solchen Vorgang auch nicht eine der Qualität nach neue Entwicklungsmöglichkeit erblicken; sind wir doch gewöhnt, die mehr oder minder reichgefiederten Wedelarten, die vom Karbon bis in die Gegenwart den Typus des Farnblattes bilden, von wenigen Ausnahmen abgesehen, durch fortschreitende Entwicklung von Gabelteilungen phylogenetisch zu erklären, und zeigt doch auch die Ontogenie von Asplenium viride in der Gabelung der Primärblätter und der Nervillen in den Fiederblättchen und in den letzten Gabelteilungen des die Spindel durchziehenden Hauptnerven im Endlobus des normalen Wedels die Befähigung der Pflanze zu solchen Gabelungen des Scheitels an. Während aber bei der normalen Pflanze in streng bewahrtem Gleichgewicht die Gabelteilung der Spitze auf die letzten Teilungsschritte beschränkt bleibt, erscheint bei den gelegentlich beobachteten Gabelbildungen, wie Sadebeck sie schildert, die Befähigung zur Gabelteilung in den Hauptnerven der Spindel auf ein früheres Stadium der Blattentwicklung vorverlegt. Von diesen Fällen unterscheidet sich die f. m. daedalum nur gradweise dadurch, daß bei ihr alle Wedel die gleiche Erscheinung zeigen und sich die Gabelungen am gleichen Wedel oftmals wiederholen. Die erste Gabelung der Rhachis tritt bei meinen Exemplaren erst ein, wenn bereits ein beträchtlicher Teil vom Wedelstiel aufwärts mit Fiederblättchen in normaler Weise angelegt und in der Entwicklung begriffen ist. Da bei allen Wedeln, die mir an den drei eingesammelten Pflanzen zur Verfügung stehen, das gleiche Verhalten zu beobachten ist, also die Gabelungen immer auf das obere Dritteil der Gesamtlänge beschränkt bleiben, muß ich wohl annehmen, daß dieses Verhalten für die neuentdeckte Form ein charakteristisches Merkmal bildet. (Im übrigen aber ist bekannt, daß die gelegentlich bei anderen Farnen beobachteten abnormen Wedelgabelungen bezüglich des Zeitpunktes, an dem im Entwicklungsverlauf des einzelnen Wedels die Gabelung eintritt, alle möglichen Verschiedenheiten aufweisen. Bei Niphobolus und Drymoglossum, wo solche Wedelgabelungen

relativ häufig sind, fand ich alle Stufen und Übergänge zwischen Fällen, in denen die Gabelung in der ersten Wedelanlage eingetreten war, so daß scheinbar zwei Wedel an einem Knoten entsprangen, und Fällen, in denen die äußerste Spitze des Wedels eben noch die Andeutung einer Gabelung erkennen ließ.

Das Kleinerwerden der Fiederblättchen gegen die Wedelspitze hin ist an sich eine normale Erscheinung. Bei der f. daedalum handelt es sich allerdings nicht um eine allmähliche Größenabnahme, sondern um eine vorzeitige Verkleinerung der Fiederchen nach der Gabelung der Spindel. Dabei wird die Befiederung der Spindelabschnitte zugleich unregelmäßiger in der Stellung und dürftiger der Zahl nach. Manchmal sind besonders an den Spindelgliedern über der ersten Gabelung längere Abschnitte an der inneren Flanke ganz ohne Fiedern. Übrigens können auch die kleinsten der rudimentären Fiederchen, deren Länge nur noch in Bruchteilen eines Millimeters auszudrücken ist, an ihrer Unterseite einen Sorus hervorbringen, der bisweilen kaum mehr als ein halbes Dutzend Sporangien in sich vereinigt.

Nach der zweiten oder dritten Gabelung der Spindel hört die Ausbildung von Fiederblättchen ganz auf und die Spindel selber beginnt sich zu verbreitern. Es ist dabei deutlich erkennbar, daß die knorpeligen Leisten der Spindel, an denen am normalen Wedelabschnitt die Fiedern entspringen, durch Flächenwachstum zu Laubsäumen auswachsen, welche die Spindelabschnitte bis an ihr oberes Ende begleiten und bei jeder weiteren Gabelung auf die Spindelabschnitte höherer Ordnung übergreifen. So entsteht eine neue Laubspreite direkt aus der Spindel, nachdem die normale Fiederbildung unterdrückt worden ist. Man kann hier wohl nicht von einer Verschmelzung der Fiedern reden. Die durch Verbreiterung der Spindel bzw. ihrer Gabeläste entstandene Laubspreite im oberen Teil der Wedel erscheint vielmehr als eine Neubildung, die man etwa mit der Phyllodiumbildung bei gewissen Blütenpflanzen vergleichen könnte. Das ergibt sich auch aus dem Bau des Hauptnerven, der in allen Gabelästen mit Laminarsaum in der Querrichtung verbreitert ist und den diarchen Bau des Rhachisbündels aufweist. Erst in den letzten Endverzweigungen des Systems treten Nervillen auf, wie sie den Fiederblättchen zukommen. Man vergleiche dazu die Querschnittbilder in der Textfig. 2.

So erscheint der Übergang von der Fiederbildung zur Entstehung von Laminarsäumen zunächst wohl als eine durch Mutation neuentstandene Entwicklungsmöglichkeit. In Wirklichkeit handelt es sich aber auch hierbei nur um die zeitliche Verschiebung der an der normalen

Pflanze gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten gegeneinander. Betrachtet man die Insertion der einzelnen Seitenfiedern an der Normalform, so findet man, daß die Knorpelsäume der Spindel auf das sehr kurze Stielchen der Fieder übergreifen und dort in den Rand der Lamina übergehen. Besonders deutlich zeigt sich der Übergang bei den Endfiederchen der normalen Wedel, wo er sich in ganz ähnlicher Weise wie an den betreffenden Spindelgliedern der f. monstrosa auswirkt. Normalerweise tritt also die Umwandlung der Knorpelleisten in Laminar-

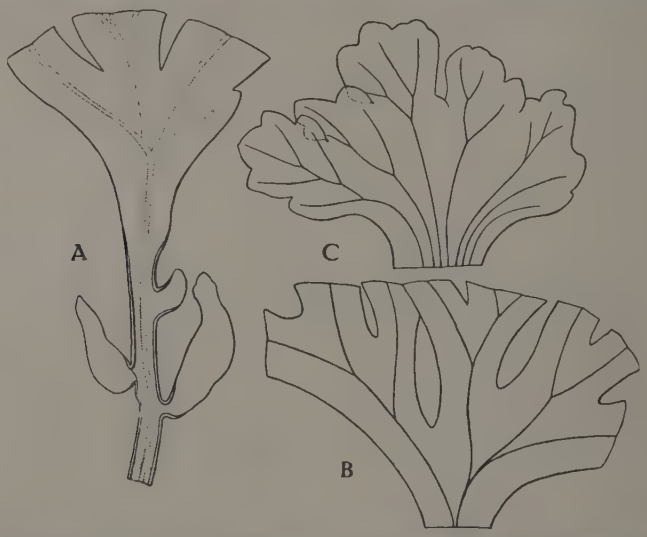


Fig. 3. Asplenium viride f. daedalum. Abschnitte des monströsen Wedelteiles. A Spindelglied, an dem die Laminarsaumbildung beginnt. B Verzweigungssystem der Spindel mit Laminarsäumen. C Endabschnitt, in dem die Laminarsäume der gehäuften Verzweigungen zu einer zusammenhängenden Laubfläche verschmolzen sind.

säume immer erst an den äußersten Verzweigungen des Nerven, den durch Vereinfachung des Baues ausgezeichneten Nervillen der Fiedern auf, bei der f. m. daedalum aber greift sie weit zurück auf die Gabeläste der Spindel (Fig. 3 A).

Da die an den Spindelgliedern sich bildenden Laminarsäume die Flanken der Spindelabschnitte ohne Unterbrechung bekleiden, so sind auch die Winkel zwischen je zwei Gabelästen mit Laubflächen ausgefüllt, die um so weiter emporreichen, je spitzer der Winkelraum der betreffenden Gabel ist (Fig. 3 B). Da die Gabelungen gegen die Wedelspitze hin schneller einander folgen, die Spindelabschnitte zwischen den einzelnen Gabelstellen kurz bleiben, so kommt es am Gipfel der Gabeläste zur Bildung einer zusammenhängenden Laubfläche, die nur noch

durch Einkerbungen am vorderen Rande ihre Entstehung aus Gabelästen der Spindel verrät (Fig. 3 C). In diesen Endloben, deren Gesamtumriß unregelmäßig nierenförmig ist, gehen dann die Gabeläste der Spindelnerven in Nervillen über, die im Bau mit den Nervillen der normalen Fiedern übereinstimmen, wie diese an der Unterseite Asplenium-Sori tragen können und oberseits in einer Hydathode endigen. Von dem Endfiederchen des normalen Wedels sind diese Endloben durch ihren querbreiteren, mehr nierenförmigen Umriß und den fächerförmigen Verlauf der Nervillen deutlich verschieden. Wie wir oben die Bildung der Laminarsäume an den Gabelästen der Spindel mit einer Phyllodiumbildung verglichen, so können wir die Verschmelzung der Laubflächen am Gipfel der Wedelverzweigungen, in denen die zahlreichen Gabelenden der Endverzweigungen zusammengefaßt sind, allenfalls der als Verbänderung bezeichneten teratologischen Erscheinung an die Seite stellen.

So groß nun auch immer die Unterschiede in der Formgestaltung zwischen dem oberen Wedelabschnitt der monströsen Form und dem normalen Wedel von Asplenium viride sein mögen. — Eines ist zu betonen und festzuhalten: Die Gewebedifferenzierung der Assimilationsflächen bleibt davon unberührt. Die Größe, Gestalt und Lagerung des Assimilationsparenchyms einschließlich der Oberhaut mitsamt dem Spaltöffnungsapparat, der Bau und Verlauf der Nervillen als letzte Auszweigungen der Blattnervatur, die Ausbildung der Hydathoden, die Gestalt des Sorus und seines Indusiums sowie die räumliche Beziehung desselben zu dem tragenden Nervenast bleiben in ihrem Wesen bei der Mutation unverändert. Wenn nicht die unveränderte untere Wedelhälfte die Zugehörigkeit der Monstrosität zu Asplenium viride so unverkennbar machte, wenn zufällig etwa die Gabelung der Spindel und die Laminarsaumbildung schon vor der Ausgliederung der ersten Seitenfiedern eingesetzt hätte, so würden immer noch die Einzelheiten des anatomischen Baues der Assimilationsflächen mit Hydathoden und Sori für uns einen untrüglichen Wegweiser zur Zurückführung der neuen Form auf ihren genetischen Ursprung geliefert haben.

III.

Goebel hat in seiner Organographie[1]) den bei Farnen beobachteten Mutationen ein besonderes Kapitel gewidmet. Er zählt darin 10 Mutationsschritte auf, welche sich auf die Gestaltung des Wedels beziehen:

1) A. a. O. Aufl. II, Teil II, Heft 2, S. 1064.

A. Abnorme Gabelung.
B. Auftreten reicherer Blattgliederung.
C. Abnorme Blatteilung („fissum"-Formen).
D. Vergrößerung der Blattfläche ohne vermehrte Teilung.
E. Verkleinerung der Blattfläche.
F. Unterbleiben der Streckung der Blattspindel zwischen den Fiedern („congesta"-Formen).
G. Veränderung in der Richtung der Blattfiedern.
H. Wellung.
I. Abweichende Färbung.
J. Auswüchse auf der Blattfläche.

Die in der forma daedalum von Asplenium viride vorliegende Mutation gehört zum Teil unter den Fall A, Abnorme Gabelung, und zum anderen Teil unter den Fall E, Verkleinerung der Blattfläche. Es kommt aber noch ein dritter Mutationsschritt hinzu, der bisher noch nicht beobachtet wurde, das ist die Verbreiterung der Rhachis zur Assimilationsfläche durch Laminarsaumbildung.

Es wurde oben gezeigt, daß jeder der Mutationsschritte bei Asplenium viride sich als Vorverlegung eines normalen Entwicklungsschrittes auf eine frühere Entwicklungsphase des Wedels darstellt. Die Auflösung des die Rhachis durchziehenden Leitbündels durch wiederholte Gabelung in gleichartige Äste, welche am normalen Wedel in den Endfiederchen vor sich geht, erfolgt bei der mutierten Form bereits, wenn die gefiederte Rhachis erst wenige Fiederchen angelegt hat. Die Abnahme der Fiedergröße, welche normalerweise erst im oberen Teil des Wedels bemerkbar wird und gleichmäßig bis zum letzten Fiederpaar unter dem Endfiederchen fortschreitet, beginnt am monströsen Wedel bereits nach der ersten abnormen Gabelung und führt an den Gabelästen zweiter oder dritter Ordnung zum vollständigen Erlöschen der Fiederbildung. Der Übergang der Knorpelleisten an der Rhachis in Laminarsäume, den wir bei der Normalform erst an dem vom Leitbündel der Rhachis sich fiederförmig abzweigenden Nervillen und an den letzten nervillenförmigen Verzweigungen des Rhachisbündels im Endfiederpaar eintreten sehen, beginnt an den Bündelgliedern schon so bald als oder selbst bevor noch die letzten verkümmerten Seitenfiederchen vom Rhachisbündel abgezweigt sind.

Der Umstand, daß alle drei Mutationsschritte, welche die monströse Gestaltung des Wedels bedingen, auf einer zeitlichen Vorrückung normaler Entwicklungsschritte im Entwicklungsgang des Wedels beruhen, läßt wohl den Schluß zu, daß eine einheitliche Umstellung der

inneren Bedingungen für alle drei Erscheinungen den Anstoß gegeben hat. Unter sich aber sind die drei Mutationsschritte in verschiedenem Grade miteinander korrelativ verknüpft. Das geht schon aus der Reihenfolge ihres Auftretens hervor. Zuerst tritt die abnorme Gabelung ein. An den Gabelästen beginnt das Rudimentärwerden der Fiedern. Erst wenn dieses Entwicklungsmoment nahezu oder völlig zur Unterdrückung der Seitenfiedern geführt hat, beginnt die Laminarsaumbildung.

Man kann diese Zusammenhänge wohl ernährungsphysiologisch verstehen. Durch die aufeinanderfolgenden Gabelteilungen der Wedelspindel wird die Zahl der Hauptvegetationsscheitel an den Spitzen der Gabeläste und damit der Bedarf an organischen Baustoffen vermehrt. Die Menge der im Rhizom gespeicherten Baustoffe ist an sich begrenzt, solange nicht die Assimilationstätigkeit ausgewachsener Wedel den Vorrat ergänzt. Die den einzelnen heranwachsenden Wedeln zugeführte Menge wird durch die Leitungsfähigkeit des jungen Wedelstiels eingeengt. Wenn also der Bedarf durch die Vermehrung der Spitzenscheitel der Gabeläste sich vergrößert, so werden in der Konkurrenz zuerst die schwächeren seitlichen Vegetationspunkte, aus denen die Fiederblättchen hervorgehen sollen, Mangel leiden und in der Entwicklung zurückbleiben. Aber auch die Zellenzüge an den Flanken der Rhachis, welche normalerweise zu den Knorpelleisten auswachsen und damit ihre Entwicklung abschließen würden, werden nicht genügend Baumaterial zur Verdickung ihrer Zellenwände erhalten. Der Gehalt an Chlorophyll aber setzt die unter den Knorpelzellen liegenden Parenchymstreifen instand, durch eigene Assimilationsarbeit das Material zum Ausbau der Laminarsäume als sekundäre Assimilationsflächen zu gewinnen.

Wenn wir diese Auffassung gelten lassen wollen, so erscheint in dem Falle des Asplenium viride daedalum allerdings die frühzeitige wiederholte Gabelteilung der Rhachis als Ursache für die Verkümmerung der Seitenfiedern und damit als der Anlaß für das Auswachsen der für die Knorpelleisten bestimmten Zellenzüge der Rhachis zu Laminarsäumen. Es steht aber nichts der Annahme entgegen, daß das Mißverhältnis der Baustoffversorgung vom Rhizom her, welches die frühzeitige Verkümmerung der Seitenfiedern veranlaßt, auch auf anderem Wege zustande kommen kann, etwa dadurch, daß infolge einer Mutation der inneren Bedingungen die Konkurrenzstärke des Hauptvegetationspunktes für sich allein genügt, um den Vegetationspunkten der Seitenfiedern die organischen Baustoffe zu schmälern oder ganz zu entziehen. So erkläre ich mir das Verhalten der Arten, bei denen im

normalen Entwicklungsgang an einzelnen Wedeln die Spitze zu einem Flagellum auswächst. Wir finden sie als Parallelformen in den verschiedensten Gruppen der Farne wieder; ich nenne als Beispiele Trichomanes diversifrons und pinatum; Dryopteris reptans und vivipara; Polystichum rhizophyllum, craspedosorum u. a.; Polybotrya appendiculata; Asplenium radicans, rutaefolium, Sandersoni; Adiantum caudatum und Edgeworthii; Aneimia rotundifolia. Bei ihnen allen liegen die gleichen Verhältnisse vor. Die Seitenfiedern verkümmern gegen die Spitze hin, die Rhachis wächst fadenförmig mehr oder minder weit über die letzten

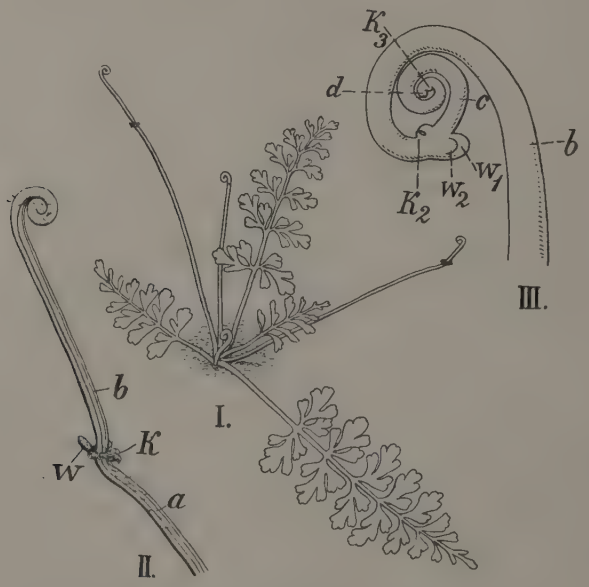


Fig. 4. Asplenium obtusilobum. (Nach Goebel.)

kleinen Fiederrudimente hinaus und schreitet zur Adventivknospenbildung, wozu sie eben durch die dominierende Konkurrenzstärke des Rhachisscheitels gegenüber den in seinem Machtbezirk liegenden Scheitelzellen der Seitenfiedern befähigt wird.

Als exquisites Beispiel für die Unterdrückung der Fiederbildung an einer mit der Befähigung zur Adventivknospenbildung ausgestatteten Wedelrhachis mag das von Goebel besprochene und abgebildete Asplenium obtusilobum[1]) (Fig. 4) erwähnt werden, bei welchem an dem gleichen Rhizom neben normal gefiederten Wedeln sogenannte Ausläufer-

1) Organographie, II. Aufl., Teil II, 2, S. 1083, Fig. 1065.

blätter auftreten, die gänzlich fiederlos bleiben, dafür aber zur Hervorbringung ganzer Serien von Sproßknospen befähigt sind.

Die angeführten Beispiele lassen erkennen, daß die Verkümmerung der Seitenfiedern nicht in jedem Falle wie bei Asplenium viride daedalum Laminarsaumbildung an der Rhachis zur Folge hat. Dasselbe ernährungsphysiologische Moment, welches die Verkümmerung der Seitenfiedern veranlaßt, die übergroße Konkurrenz des Vegetationsscheitels der Rhachis vermag auch die Laminarsaumbildung an der Rhachis zu beeinträchtigen und abzudrosseln. Auch dafür lassen sich Beispiele anführen, die in verschiedenen Gruppen der Farne als Parallelformen auftreten. Polystichum Plaschnickianum wie Camptosorus rhizophyllos und Aspidium proliferum sibiricus, Leptochilus heteroclitus, Fadyenia prolifera. Trichomanes vittaria, Asplenium amboinense. Ihr im unteren Spreitenteil mit breitem Flügelsaum ausgestatteter ungeteilter Wedel verschmälert sich nach oben und geht schließlich in eine schwachgesäumte langausgezogene Spitze über, die eine Adventivknospe hervorbringt. Daß übrigens auch Fiederung und Laminarsaumbildung der Rhachis nebeneinander bestehen können, beweisen die zahlreichen gefiederten Farnwedelformen, bei denen die Laminarsäume von Fieder zu Fieder über die Spindelglieder herablaufen und oft selbst noch den Wedelstiel mit Flügelsäumen bekleiden.

Die Wechselbeziehung zwischen Fiederbildung und Laminarsaumbildung an den Spindelgliedern des Asplenium viride daedalum darf also sicher nicht in dem Sinne gedeutet werden, als ob die Unterdrückung der Fiedern den Anstoß für die Umwandlung der Knorpelleisten der Rhachis in Laminarsäumen bildet.

In einer experimentellen Untersuchung[1]) habe ich früher nachgewiesen, daß der Aufbau und die Verzweigung der Rhachis auf Kosten der vom Rhizom zugeführten organischen Baustoffe erfolgt, daß dagegen die Bildung der Laminarsäume an den Fiedern und an der Rhachis ebenso wie das Auswachsen der Endloben aller Wedelglieder nur im Lichte vor sich geht und auf der Verwendung der eigenen Assimilate beruht. Ich konnte auch zeigen, daß die Zellenzüge der Spindel, welche im Licht zur Laminarsaumbildung befähigt sind, diese Fähigkeit im Dunkeln nach einiger Zeit verlieren, indem sie in den Zustand des Ausgewachsenseins übergehen, das eine Wiederaufnahme des Wachstums bei nachträglicher Belichtung nicht mehr gestattet.

1) Giesenhagen, Gestaltung des Wedels von Pteris ensiformis. Flora 1895, Bd. 18/19, S. 127.

Es ist also kein leeres Phantasiegebilde, wenn wir die gleichen Verhältnisse auch bei anderen mit Scheitelwachstum der Rhachis und ihrer Seitenglieder ausgestatteten Farnwedeln voraussetzen. Übertragen wir diese Erfahrungen auf unseren Farn, so erscheinen die verkümmernden Fiedern als benachteiligte Konkurrenten des konkurrenzfähigeren Rhachisscheitels, die in ihrer Entwicklung zurückgehalten werden und deswegen nicht mehr rechtzeitig oder überhaupt nicht zur Ausbildung von Laminarflächen schreiten können. Die Zellenzüge an den Flanken der Rhachis aber, von denen die Saumbildung ausgeht, profitieren zunächst bei ihrer Anlage von der Bevorzugung des Rhachisscheitels. Die in der Folge auch sie betreffende Schmälerung der zugeführten organischen Baustoffe verhindert aber ihre rechtzeitige Ausgestaltung als Knorpelsäume. Sie bleiben also entwicklungsfähig und gewinnen im Lichte durch eigene Assimilationsarbeit das Material zu ihrem Ausbau als Laminarsäume. Es läßt sich zeigen, daß die durch Mutation entstandene Konstellation der Innenbedingungen, unter denen bei Asplenium viride daedalum die unterdrückten Assimilationsflächen der Seitenfiedern durch Laminarsaumbildung an der Spindel ersetzt werden, nicht auf diese eine monströse Form beschränkt ist, sondern auch bei anderen Farnen im normalen Entwicklungsgang eine Rolle spielt. Ich will als Beispiel dafür zunächst eine Art anführen,

Fig. 5. Asplenium epiphyticum. (Nach Christ.)

die Copeland[1]) als Asplenium epiphyticum beschrieben hat. Die Abbildung nach Christ (Fig. 5) zeigt, daß bei dieser Art am gleichen Rhizom zweierlei Wedelformen auftreten, die einen, welche als Jugendform gedeutet werden, sind zierlich doppelt gefiedert, die Folgeblätter, welche Asplenium-Sori tragen, sind lang zungenförmig, haben aber an ihrer Basis in der Regel noch eine oder mehrere der zierlichen Fiedern, über denen dann erst der Laminarsaum der Rhachis zu beträchtlicher Länge und Breite sich entwickelt. Man kann dem Beispiel von Asplenium epiphyticum noch einige weitere Arten an die Seite stellen, bei denen einige verkümmerte Seitenfiedern unterhalb der lang zungenförmigen Spreite den Anschein erwecken, als ob in ihnen ein Überrest der durch Laminarsaumbildung ersetzten Primärfiederung erhalten geblieben sei. Ich nenne hier Aspidium (Nephrodium) simplicifolium Hk. Ic. 10, pl. 919, Blechuum lanceola cf. Hk. Ic. pl. 970.

Ein ähnlicher Fall ist bisweilen auch bei dem seltsamen Blätterfarn zu beobachten, der heute unter dem Namen Stenochlaena sorbifolia in der Farnliteratur aufgeführt wird. Die verwickelten morphologischen Verhältnisse dieser Form haben den Systematikern große Schwierigkeiten bereitet. Einzelne Abschnitte dieser Pflanze sind in den Herbarien unter den verschiedensten Namen als Teratophyllum, Polypodium, Gymnogramme, Scolopendrium, Duvellia, Acrostichum zu finden. Die von Christ[2]) gegebene Umgrenzung der Art dürfte aber wohl zu radikal reformieren. Es scheint sich doch um einen Formenkreis mit mehreren deutlich unterschiedenen Arten zu handeln, die in verschiedenen Florengebieten vikariierend auftreten. Das mag dahingestellt bleiben; uns interessieren hier nur die Gestaltverhältnisse der Wedel. In dieser Hinsicht nimmt die Stenochlaena eine ganz besondere Stellung ein. Das lang aufwärts kletternde Rhizom trägt drei verschiedene Wedelformen, wobei von etwaigen Jugendblattformen, über die mir nichts Sicheres bekannt geworden ist, abgesehen sein mag. Wir können hier auch von den besonders gestalteten fertilen Wedeln absehen, da der Einfluß der Fertilität auf die Blattgestalt hier zunächst nicht zur Verhandlung steht. Uns interessieren die beiden sterilen Wedelformen, die am gleichen Rhizom, untermischt miteinander, auftreten und doch in Gestaltung, Textur, Wachstumsrichtung und biologischen Verhalten die größten Unterschiede aufweisen. G. Karsten[3])

1) Perkins Fragmenta Florae Philippinae, Fasc. III, Leipzig 1905, S. 184.

2) Christ, Farnkräuter der Erde. Jena 1897, S. 39.

3) G. Karsten, Epiphytenformen der Molukken. Ann. du jard. Buitenz., Vol. XII, 1895, S. 143.

hat nach den von ihm auf Amboina gesammelten Exemplaren eine eingehende Schilderung dieser Verhältnisse gegeben, auf die hier verwiesen sei. Die Arbeit von Karsten ist mit einem schönen Habitusbild ausgestattet, von dem die in unseren Fig. 6 A und B gegebenen Umrißzeichnungen der beiden Wedelformen entnommen sind. Karsten hat aus seinen Untersuchungen und den Beobachtungen am Standort

Fig. 6. Stenochlaena sorbifolia nach Karsten; ca. $^1/_2$—$^3/_8$ nat. Gr. A Spitzenteil eines Rhizoms mit zwei Luftblättern und jungen Wasserblättern. B Verwachsenes Wasserblatt. C Übergangsbildung zwischen Fieder- und Laminarsaumbildung an der Rhachis.

den Schluß gezogen, daß die zartgefiederten kleineren Wedel, welche der Oberfläche des von dem Farn bewohnten Baumstammes dicht angeschmiegt wachsen, mit der Wasserversorgung des Epiphyten in Beziehung stehen. Er nennt sie deshalb Wasserblätter und bezeichnet dementsprechend die vom Stamm abstehenden grobgefiederten Wedel, die an die Blattgestalt von Sorbas aucuparia erinnern, als Luftblätter. Die Wasserblätter, welche in Karstens Zeichnung einfach gefiedert-

fiederspaltig erscheinen, können bisweilen noch kompliziertere Formen annehmen; sie können größer werden und doppelt oder dreifach gefiedert sein, was Karsten an dem ihm von Luerssen zur Verfügung gestellten Herbarmaterial feststellte. Christ[1]), der ein viel reicheres Material für die Untersuchung benutzen konnte, bildet eine ganze Serie solcher Variationen der Wasserblätter ab. Bei den oberen Luftblättern gibt es solche Komplikationen nicht, wohl aber finden sich gelegentlich neben den gefiederten auch einfache zungenförmige Blätter mit durchlaufender Rhachis und der oberen Textur der Luftblätter. Die Zeichnung der Fig. 6 A nach Karsten gibt davon ein Beispiel. Wenn wir zunächst einmal ein solches einfaches Luftblatt den geteilten Wasserblättern gegenüberstellen, so sehen wir, daß sie sich zu ihnen ähnlich verhalten wie die zungenförmigen Folgeblätter von Asplenium epiphyticum zu den gefiederten Jugendblättern. Bei den Wasserblättern bringt die Rhachis seitliche Verzweigungen hervor, welche das Assimilationsparenchym tragen, bei dem einfachen Luftblatt trägt die Rhachis selbst breite Laminarsäume, welche als Assimilatoren fungieren. Nach der Analogie von Asplenium epiphyticum können wir schließen, daß die Form des Wasserblattes die ursprüngliche, die des Luftblattes die abgeleitete ist, und daß die Ableitung des letzteren vom ersteren auch hier durch den gleichen Entwicklungsschritt zustande kommt, wie dort. Der konkurrenzkräftigere Vegetationsscheitel der Rhachis unterdrückt die seitlichen Anlagen, welche zu Fiedern werden sollten, und die Zellenzüge an den Flanken der Spindel wachsen zu Laminarsäumen aus. Dieser Analogieschluß wird dadurch gestützt, daß auch bei Stenochlaena gelegentlich Übergangsbildungen angetroffen werden, welche die Umstellung direkt erkennen lassen. Eine solche Übergangsbildung ist in Fig. 6 C nach Christ wiedergegeben[2]). In diesem Falle war offenbar die Steigerung der Konkurrenzkraft des Rhachisscheitels gegenüber den Wasserblättern nur gering, so daß noch einige fein zerteilte Seitenfiedern ausgebaut werden konnten, bevor sich das Überwiegen des Hauptscheitels geltend machte. Bei einigen Varietäten dieser Formengruppe scheint es mit dem Ersatz der Fiederung durch die Laminarsäume der Rhachis sein Bewenden zu haben und die damit erreichte Zungenform des Wedels allen Luftblättern eigen zu sein. So finde ich für Scolopendrium Durvillaei von den Philippinen, welches Christ unbedenklich zu Steno-

1) A. a. O. Fig. 96.

2) Man vergleiche hierzu auch die von Diels gegebene Fig. 122 C. Triphlebia dimorphophylla in Engler und Prantl. Pflanzenfamilien I, 4, S. 229, wo ähnliche Übergangsformen dargestellt sind.

chlaena sorbifolia stellt und auch Christensen als forma monstrosa mit ihr vereinigt, zu der Originaldiagnose von Bory einen zungenförmigen, 70 cm langen und mehr als 3 cm breiten Wedel mit Asplenium-Soris in Scolopendrium-Stellung abgebildet. Bei der Amboinapflanze Karstens sind aber die Primordien der Luftblätter in der Regel schon von Anfang an viel kräftiger ausgestattet als bei den Wasserblättern und den Zwischenformen. Das beruht darauf, daß, wie Karsten gezeigt hat, von dem Rhizom aus zwei kräftige Leitbündel in die Wedelbasis eintreten, während die Wasserblätter nur je ein schwaches Bündel empfangen. Dadurch erhöht sich seine Leistungsfähigkeit so sehr, daß nicht nur der Hauptscheitel, sondern auch die von ihm abgeleiteten Anlagen der Seitenfiedern instand gesetzt sind, die Wasserblattfiederung an ihren Spindeln zu unterdrücken und dafür die charakteristischen Laminarsäume zu bilden.

Fig. 7. Asplenium multilineatum. Wedel der erwachsenen Pflanze. $^1/_2$.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Asplenium multilineatum, das in den Fig. 7 und 8 abgebildet ist, nur mit dem Unterschiede, daß die feingefiederten Wedel, welche den Wasserblättern der

Stenochlaena entsprechen würden, nur noch an der Jugendform anzutreffen sind. Die fertile Region des Rhizoms trägt nur grob-

Fig. 8. Asplenium multilineatum. Jugendform der Blätter und Übergangsbildungen zur Folgeform.

gefiederte Wedel mit breiten Laminarsäumen an den Gliedern der Rhachis. Zwischen den feingefiederten Jugendblättern und der grobgefiederten Folgeform sind, wie Fig. 8 erkennen läßt, Mittelformen

eingeschaltet, die den Übergang von der Fiederung zur Laminarsaum bildung an der Rhachis und ihren Seitengliedern erster Ordnung zeigen.

Endlich dürfen zum Beweis für die Tatsache, daß der Ersatz der unterdrückten Fiedern durch Laminarsaumbildung in der ontogenetischen Gestaltung der Wedelformen eine Rolle spielt, auch die in verschiedenen Gruppen der Farne wiederkehrenden Fälle angeführt werden, in denen neben gefiederten Jugendblättern oder neben gefiederten sterilen Blättern fertile Wedel mit einfacher Spreite am gleichen Rhizom angetroffen

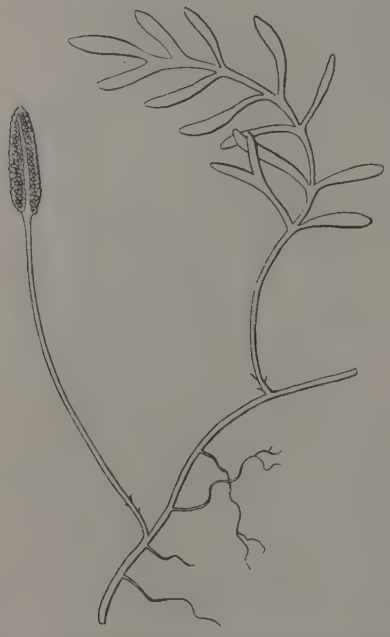


Fig. 9. Elaphoglossum Bangii. (Nach Christ.)

Fig. 10. Trichomanes vittaria. Gefiederte Jugendblätter und einfach zungenförmige Folgeblätter.

werden. Ich führe als Beispiel Elaphoglossum Bangii an (Fig. 9). Der Rhachisscheitel des zur Hervorbringung von Fruktifikationsorganen befähigten Wedels erweist sich als konkurrenzkräftiger als der des sterilen. Er unterdrückt die Fiederbildung, verzögert die Sklerosierung der peripherischen Rhachiszellen und schafft damit die Bedingungen für das Auswachsen der Laminarsäume, die dann zu Trägern der Sporangien werden. Ähnliche Beispiele lassen sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen finden. Auch Trichomanes vittaria (Fig. 10) scheint mir hierher zu

gehören. Die Kräftigung des Rhachisscheitels schreitet bei ihm bisweilen bis zur Bildung einer Adventivknospe vor. Ich halte deshalb das breitbandförmige Blatt mit durchgehender Mittelrippe den gefiederten Jugendblättern gegenüber für die Folgeform. Christ[1]) meint allerdings, daß bei diesem Farn ein Fortschritt von der einfach bandförmigen Gestalt zur Fiederform des Trichomanes pinnatum zu konstatieren sei. Ich werde darauf später noch zurückzukommen haben.

IV.

Wenn wir an einigen Beispielen zeigen konnten, daß der bei Asplenium viride f. daedalum als Mutation auftretende Entwicklungsschritt — Ersatz der primären Fiederung durch Laminarsaumbildung an der Rhachis — auch in der Ontogenese gewisser Formen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Farne wiederkehrt, so dürfen wir auch wohl annehmen, daß der gleiche Entwicklungsschritt, als Mutation auftretend, in der phylogenetischen Entwicklung der Farnwedel in den verschiedenen Verwandtschaftsgruppen zu neuen erbbeständigen Formen geführt hat. Wir können damit rechnen, daß die Arten mit einfachen zungenförmigen Wedeln, deren Mittelrippe bis zur Spitze durchlaufend einen von Nervillen durchzogenen Laminarsaum trägt, sich von primärgefiederten Farnen ableiten und in einem einzigen Mutationsschritt aus solchen hervorgegangen sein können. Die Ähnlichkeit solcher Wedelform beruht nicht auf phylogenetischem Zusammenhang, sondern auf der Übereinstimmung der Entwicklungsmöglichkeiten, die durch den Bau und das Wachstum der Farnwedel aller Verwandtschaftskreise gegeben sind.

Überblicken wir zunächst einmal den Bestand an zungenförmigen Parallelformen mit durchlaufender Spindel, so zeigt sich, daß es sich im allgemeinen um mittelgroße Formen handelt. Freilich gibt es unter ihnen auch größere Formen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Allen voran steht Asplenium Nidus mit mehr als meterlangen Wedeln. Des Scolopendrium Durvillaei von den Philippinen, dessen Wedel 70 cm lang werden, ist bereits oben Erwähnung getan. Ähnliche Ausmaße weisen auch die einfachen Wedel von Cyathea sinuata auf. Unter den Niphobolus-Arten, die fast ausnahmslos zungenförmig sind, überragt Niphobolus splendens mit mehr als meterlangen Wedeln alle Verwandten. In der Gattung Elaphoglossum, in der gleichfalls zahlreiche zungenförmige Arten vereinigt sind, ist E. heliconiaefolium ein ebensolcher Riese. Aber das sind Ausnahmen von der Regel, ebenso wie einige Kleinformen von Trichomanes, Drymoglossum und Niphobolus, bei denen

1) Christ, Geographie der Farne, S. 81, Fig. 39.

die Wedellänge bisweilen weit unter 5 cm zurückbleibt. Bei der großen Mehrzahl der hierher gehörigen Parallelformen liegt die Wedellänge zwischen 10 cm und 40 cm. Mit der Breite der einfachen zungenförmigen Farnwedel steht es nicht anders. Die Wedel von Monogramme Junghuhnii erreichen kaum eine Breite von 2 mm, bei den kaum über 20 cm langen Polypodium sphenodes sind Wedel mit 60—70 mm keine Seltenheit, und von Elaphoglossum crinitum bildet Greville einen Wedel ab, der bei 26 cm Länge eine Breite von 135 mm aufweist.

Wenn man die durchschnittliche Wedellänge von weit über 350 Farnarten, die hierfür in Betracht kommen, von der kleinsten angefangen der Reihe nach in gleichen Abständen in ein rechtwinkliges Koordinatensystem eintragen würde, so würde die zugehörige Kurve eine am Anfang und am Ende steil ansteigende S-Kurve darstellen, deren Mittelverlauf zwischen den Abszissen 40 cm und 10 cm ein sehr langsames Gefälle aufweisen würde, und der gleiche Versuch mit der Wedelbreite angestellt, würde nicht anders ausfallen, bei der großen Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Arten bewegt sich das Breitenausmaß zwischen 40 und 10 mm. Wenn wir annehmen könnten, daß Längen- und Breitenwachstum, gleichen Gesetzen folgend, parallel verlaufen, so könnten wir aus den angegebenen Zahlen den Schluß ziehen, daß sich bei der einzelnen Form die Breite zur Länge etwa wie 1 : 10 verhalten müsse. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Der kaum 2 mm breite Wedel von Monogramme Junghuhnii kann 30 cm lang werden, bei Lindsaya cordata, Niphobolus Lingua und anderen kommen Wedel vor, die kaum um die Hälfte länger als breit sind. Das Verhältnis schwankt zwischen Fällen, in denen die Breite nahezu die Länge erreicht und solchen, in denen die Länge mehr als das Hundertfache und mehr des Breitendurchmessers beträgt, in allen Graden. Wir müssen daraus den Schluß ziehen, daß die beiden Wachstumsvorgänge, das Längenwachstum, welches von dem Scheitelwachstum der Rhachis bedingt wird, und das Breitenwachstum, das durch das Randzellwachstum der Lamina erfolgt, voneinander unabhängig verlaufen. Zugleich ergibt sich, daß die absolute Größe nicht als formbestimmender Faktor für uns in Betracht kommt, daß wir bei der Untersuchung der entwicklungsmechanischen Zusammenhänge im Farnwedel unsere Aufmerksamkeit auf das Zustandekommen der relativen Verhältnisse der Spreite und auf die einzelnen Faktoren, durch die sie bedingt sind, zu richten haben.

In dieser Betrachtungsweise können wir dem meterlangen Riesenwedel von Asplenium Nidus den kaum 10 cm langen sterilen Wedel

von Syngramme borneensis als formengleich an die Seite stellen, das 70 cm lange Blatt von Asplenium Durvillaei mit dem kaum halb so langen von Gymnogramme Cobbiana vergleichen.

Bevor wir aber zur Betrachtung der Spreitenbildung schreiten, bedarf noch ein anderes formbestimmendes Moment der Erörterung. Ein beträchtlicher Teil der uns hier interessierenden Formen hat sitzende Wedel, bei den übrigen, die allerdings die Mehrzahl bilden, ist die Wedelfläche mehr oder minder langgestielt. Die beiden im extremen Falle sehr auffällig verschiedenen Gestaltverhältnisse sind durch ganz allmähliche Übergänge verbunden. Bei Luerssenia Kehdingiana, Leptochilus decurrens, Asplenium eusiforme, Antrophyum ensiforme, Anetium citriforme, Hymenolepis spicata, Polypodium subecostatum, sessilifolium, Lindbergii, linguaeforme, punctatum, musifolium, fascopunctatum, Niphobolus Mannii, sticticus, acrocarpus, angustissimus und vielen anderen mehr beginnt die Laminarsaumbildung direkt an der Wedelbasis. Übergangsbildungen, Formen, bei denen die Wedel des gleichen Rhizoms bisweilen sitzend, bisweilen kurzgestielt sind, wie z. B. Polypodium, Dictyopteris u. a. m., leiten hinüber zu kurzgestielten Wedeln, deren Stiel oft nur wenige Millimeter lang ist, meist die Breite der Spreite nicht erreicht. Dahin gehören, um nur einige Beispiele zu nennen, Oleandra neriiformis und musaefolia, Diplora integrifolia, Syngramma borneensis, Polypodium clathratum, hirtum, zeylanicum. Als Beispiel von Arten, deren deutlich ausgeprägte Wedelstiele in ihrer Länge den Spreitendurchmesser übertreffen, mögen genannt sein Schizoloma eusifolium, Diplazium lanceum, Blechnum Patersoni, Syngramma Lobbiana, Polypodium sphenodes sowie zahlreiche Arten von Niphobolus und Elaphoglossum. Die Stiellänge schwankt also durch alle Mittelstufen bis zu beträchtlichen Werten, die oft nur wenig hinter der Spreitenlänge zurückbleiben oder diese selbst noch übertreffen können. Die Merkmale „sitzend — kurzgestielt — langgestielt“ sind also offenbar nicht Qualitäts-, sondern Quantitätsverschiedenheiten, sie entsprechen nur gradweisen Unterschieden eines Entwicklungsfaktors. Der Umstand, daß auch bei der einzelnen Farnart die Stiellänge innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwanken kann — man vergleiche darüber nur die Angaben der Systematiker —, besonders aber der Umstand, daß auch am gleichen Individuum verschiedene Stiellängen auftreten, legt den Gedanken nahe, daß wie in der Ontogenese so auch in der phylogenetischen Entwicklung der Wedelgestalt sich ein Entwicklungsfaktor betätigt hat, dessen graduelle Schwankung die Länge des Stiels oder, was das gleiche sagen will, den Zeitpunkt des Auftretens der Laminarsäume an der Wedelanlage bestimmt.

Ich muß, um meine Ansicht über diesen Punkt klarlegen zu können, das Ergebnis experimenteller Untersuchungen, die ich bereits in einer früheren Arbeit[1]) kurz erwähnt habe, hier etwas eingehender besprechen. Bei der von mir zu Versuchen verwendeten Pteris ensiformis ist die Rhachis normal zwischen den Seitenfiedern mit einem Laminarsaum versehen. Man kann die Laminarsaumbildung im Experiment hintanhalten, wenn man die Rhachis ohne Licht erwachsen läßt. Ob dabei das Licht vorwiegend als Reizfaktor oder als Energiequelle für die Assimilation in Betracht kommt, kann hier unerörtert bleiben.

Die Streckung der Spindelglieder erfolgt im Dunkeln normal von unten nach oben fortschreitend. Bringt man die etiolierte Pflanze ins Licht zu einer Zeit, wenn ein bestimmtes Spindelglied bereits in Streckungswachstum eingetreten ist, aber in seinem oberen Abschnitt die Streckung noch nicht vollendet hat, so entstehen an dem oberen Teil des Gliedes noch die Laminarsäume, am unteren Teil aber bleiben sie aus.

Die Zellenzüge an den Flanken des Spindelgliedes, welche hier den Laminarsäumen den Ursprung hätten geben sollen — ich will sie Laminarinitialen nennen —, sind in einen anderen Entwicklungsgang hineingezogen worden, und deshalb auch im Lichte nicht mehr zur Laminarsaumbildung befähigt. Sie haben in der voraufgehenden, im Dunkeln sich abspielenden Entwicklungsphase eine Verdickung ihrer Wände erfahren, wie sie allen übrigen peripherischen Zellen der Wedelspindel zukommt.

Es treten hier also zwei Entwicklungsvorgänge in Konkurrenz, die Sklerosierung des Oberflächengewebes der Rhachis und die Entwicklung zu Assimilationszellen, die durch Randzellwachstum zum Laminarsaum werden. Wenn der eine Vorgang ausbleibt, tritt der andere ein. Wenn die Belichtung die Laminarinitialen vor der beginnenden Sklerosierung trifft, so werden sie durch das damit beginnende Randzellwachstum der Sklerosierung entzogen. Wenn aber die Anregung zur Assimilationstätigkeit und damit zu weiterem Wachstum durch Verdunkelung verhindert wird, so werden die davon betroffenen Zellen in den Entwicklungsgang ihrer Nachbarzellen in der Rhachisoberfläche hineingezogen. Sie lenken damit die Entwicklungsmöglichkeit nach der anderen Richtung ein und bilden im ausgewachsenen Zustande einen Teil des peripherischen Sklerenchymmantels (Fig. 11 I bei b), der die Rhachis umkleidet. Bisweilen erreicht dieses Schicksal die Laminar-

1) Giesenhagen, Die Gestaltung des Wedels von Pteris ensiformis. Flora 1925, Bd. 18/19, S. 127.

initialen auch im Lichte noch, wenn bereits die Laminarsaumbildung angeregt war und wenn sich durch vermehrte Zellteilungen bereits eine wulstförmige Leiste gebildet hatte, da die Laminarinitialen hier flankenwärts unterhalb und parallel mit der normalen Knorpelleiste der Rhachis liegen, so entstehen in diesem Falle zwei Knorpelleisten nebeneinander, wie der Querschnitt in Fig. 11 II zeigt. Das hier abgebildete Präparat stammt von einem im Licht erwachsenen Spindelglied, welches an der einen Flanke bei a einen normalen Laminarsaum gebildet hatte, während die andere Flanke streckenweise davon freigeblieben war. Bei b treten also zwei Knorpelleisten hervor, von denen die untere durch Sklerosierung der Zellen nachträglich aus dem bereits im Auswachsen begriffenen Laminarsaum entstanden ist. Im weiteren Vergleich des Spindelgliedes geht diese untere Knorpelleiste allmählich in den normalen Laminarsaum über (Fig. 11 III b).

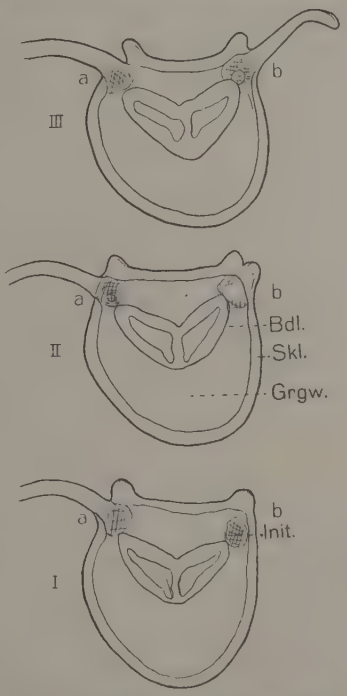


Fig. 11. Drei in kurzen Abständen auf einanderfolgende Querschnitte eines Spindelgliedes von Pteris ensiformis, an dem die Laminarsaumbildung an der rechten Seite verzögert war.

Die beiden konkurrierenden Entwicklungsvorgänge, Sklerosierung und Laminarsaumbildung, die einander ausschließen, sind von verschiedenen Bedingungen abhängig. Die Sklerosierung erfordert organisches Baumaterial, die Laminarsaumbildung erfordert Belichtung. Diejenige der beiden Bedingungen, welche beim Abschluß der Streckungsperiode eines Rhachisabschnitts am ersten in hinreichendem Maße erfüllt wird, bestimmt den Entwicklungsgang, den die Laminarinitialen einschlagen. Es ist also eigentlich das Tempo, das sind die Ablaufgeschwindigkeiten der beiden autonomen Wachstumsphasen, Streckung und innere Ausbildung, die hier den Ausschlag geben. Wenn der heranwachsenden Rhachis genügend Baumaterial zur Verfügung steht, so daß die innere Ausbildung schon während der Streckungsperiode zur Verdickung der Wände der peripherischen Zellen fortschreiten kann, so bleibt auch im Lichte die Laminarsaumbildung aus. Wenn die organischen Baustoffe

während des Streckungswachstums des Rhachisabschnittes weniger reichlich zur Verfügung stehen, so daß die Sklerosierung erst nach dem Ausbau der Laminarinitialen einsehen kann, so können die letzteren die Assimilation und das Randzellwachstum rechtzeitig aufnehmen und der Sklerosierung entgehen.

Das verfügbare organische Baumaterial für Streckung und innere Ausbildung der Rhachisabschnitte nimmt im Entwicklungsgang der Wedel von Pteris ensiformis naturgemäß von unten nach obenhin ab, weil die vom Rhizom aus zugeführte Menge, auch wenn wir sie zunächst als gleichbleibend annehmen, in immer steigendem Grade durch die in die Entwicklung eintretenden seitlichen Verzweigungen der Rhachis, d. i. von den Spindeln der Seitenfiedern, in Anspruch genommen werden. Entsprechend diesem Zusammenhang entwickeln sich die Laminarsäume im normalen Entwicklungsgang bei Pteris ensiformis umgekehrt wie die Seitenfiedern. Die letzteren nehmen von unten nach oben hin schrittweise an Größe ab, die Laminarsäume dagegen werden von unten nach oben hin immer breiter, bis sie schließlich im Endlobus mit der Erschöpfung des vorhandenen Materials, die zum Teil mit durch die fortschreitende Entwicklung benachbarter jüngerer Wedel bedingt sein mag, in lang ausgezogener Spitze wieder abklingen und zugleich mit dem Rhachisscheitel in das Stadium des Ausgewachsenseins übergeführt werden.

Es steht mit dieser Auffassung der ernährungsphysiologischen Zusammenhänge im Einklang, daß an kräftigen schnellwüchsigen Wedeln gut ernährter Pflanzen oft die unteren Spindelglieder mehr oder minder weit aufwärts ganz frei von Laminarsäumen sind, während an schwachen, langsam wachsenden Wedeln auch die untersten Spindelglieder einen breiten Flügelsaum haben. Der Blattstiel unterhalb der ersten Verzweigung bleibt allerdings bei dieser Art in der normalen Entwicklung immer ohne Laminarsäume.

Ich halte es nicht für nötig, an dieser Stelle den Einfluß der Transpiration auf die Ausgestaltung der Laminarsäume mit zu diskutieren. Für die Bestimmung des Zeitpunktes, an welchen im Entwicklungsgange eines Rhachisabschnittes die Laminarsaumbildung beginnt, kommt er nicht wesentlich in Betracht. Seine Auswirkung bei der Gestaltung der Breite wird später zu erörtern sein.

Aus meinen Beobachtungen über die Laminarsaumbildung bei Pteris ensiformis ziehe ich die Folgerung, daß die aufgedeckten ernährungsphysiologischen Zusammenhänge auch bei den übrigen Formen

mit Laminarsaumbildung eine Rolle spielen und sich in ähnlichem Sinne auswirken müssen.

Das Verhalten von Asplenium viride in bezug auf Laminarsaumbildung können wir demnach in folgender Weise deuten: Die Rhachis ist bei dieser Art zwar immer mit Laminarinitialen ausgestaltet, d. h. mit flankenständigen Zellenzügen, ihrer Organisation nach die Entwicklungsmöglichkeit zu Laminarsäumen auszuwachsen besitzen. Im normalen Entwicklungsgang aber kommt es an der Rhachis nicht zur Bildung von Laminarsäumen, weil die beiden Entwicklungskonkurrenten, Rhachisscheitel und peripherische Rhachiszellen, sich in einem durch die Phylogenese gefestigten Gleichgewicht befinden. Die vom Rhizom her in genügender Menge zugeführten Baustoffe reichen hier, um beide Konkurrenten in ausreichendem Maße zu versorgen. Die peripherischen Zellen werden frühzeitig zum Sklerenchymmantel, die Laminarsaumbildung bleibt aus. Bei der monströsen Form wird durch die wiederholte abnorme Gabelung die Zahl der Rhachisscheitel fortdauernd vermehrt und damit der Bedarf dieses Konkurrenten schließlich so gesteigert, daß für die Ausbildung der Rhachis nur eine beschränkte Baustoffmenge übrig bleibt. Die Verzweigungsglieder bleiben stufenweise kürzer, ihre innere Ausbildung wird mehr und mehr verzögert, bis der Moment eintritt, wo die Laminarinitialen vom Licht begünstigt und dadurch von der zugeführten Baustoffmenge unabhängig in der Entwicklung vorauseilen können und Laminarsäume bilden.

Die Frage, von der wir ausgegangen sind — die Frage, ob die Stielbildung zungenförmiger Farnwedel als ein Organisationsmerkmal und damit allenfalls als ein Zeichen verwandtschaftlicher Zusammengehörigkeit aufzufassen sei, müssen wir verneinen. Ungestielt und kurz- oder langgestielt sind beim Farnwedel gradweise abgestufte Verschiedenheiten, welche durch das Schwanken der Bilanz zwischen Baustoffzustrom und Baustoffbedarf im Wedelprimordium und im heranwachsenden Wedel, und durch das Konkurrenzverhältnis zwischen Spitzenwachstum und Ausbau der Rhachis entwicklungsmechanisch erklärt werden können. Ein einziger Mutationsschnitt, der die Bilanz oder das Konkurrenzverhältnis abändert, kann aus ungestielten gestielte, und gestielten ungestielte Formen hervorgehen lassen. Die Möglichkeit der Entwicklung von der einen zur anderen Form ist für alle Farnwedel gegeben, welche einen Vegetationsscheitel an der Spitze und Laminarinitialen an den Flanken der Rhachis haben. Das Nebeneinander von gestielten und stiellosen Arten in allen Gruppen der Farne ist damit hinreichend erklärt.

Um das gleiche auch für die Parallelbildungen der Wedelspreite in den verschiedenen Farngruppen dartun zu können, müssen wir uns zunächst einen Überblick über die gegebenen Gestaltverhältnisse verschaffen, wobei wir nach den vorhergehenden Erörterungen nur die relativen Maße zu berücksichtigen haben und von der Stielbildung absehen können. Ich glaube am schnellsten und einfachsten zum Ziel zu kommen, wenn ich in einem Übersichtsblatt die in der Natur vorliegenden Formtypen vereinige, für jeden Typus eine Anzahl von Parallelformen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Farne nachweise und dann die einzelnen Typen auf ihre Abhängigkeit von den ernährungsphysiologischen Zusammenhängen prüfe.

Einfluß von Salzlösungen auf die Stärkeverarbeitung bei Drosera.

Von **Alfred Gießler** (Halle).

Mit 8 Abbildungen und 16 Kurven im Text.

Einteilung.

	Seite
I. Einleitung	133
II. Übersicht der Stärkeverteilung bei Drosera	134–137
III. Einfluß der Insektenverdauung auf den Stärkegehalt und analoge Erscheinungen mit Salzlösungen	138–139
1. Insektenverdauung	138
2. Der Insektenverdauung analoge Erscheinungen	138–139
IV. Versuche über die stärkeabbauende Wirkung der Salzlösungen	140–165
1. Versuchstechnik	140–141
2. Vorversuche	141–145
3. Kontrollversuche mit stärkereichen Buchenblättern	145–146
4. Hauptversuche (Einfluß der Temperatur)	146–158
a) Versuche bei 14–16° C	146–149
b) Versuche bei 17–20° C	149–155
c) Versuche bei 34–36° C	155–157
d) Versuche bei 38–42° C	157–158
5. Zusammenfassung	158–165
a) Temperatur	158–160
b) Spezifische Einwirkung der Salze	160–163
c) Das Abbauprodukt (Zucker)	163–165
V. Künstliche Stärkespeicherung durch Zucker und Hemmung derselben durch Salze	165–168
VI. Stärkeabbau in zerstörten Blättern mit Salzlösungen	168–172
VII. CO_2-Atmung von Drosera und Einfluß der Salzlösungen	172–180
VIII. Zur Theorie des Stoffwechsels von Drosera	181
IX. Wasserstoffexponent und Stärkeabbau	182–187
X. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	187–188
Literaturverzeichnis	188–190

I. Einleitung.

Wenn bisher in der Pflanzenphysiologie den Salzen ein besonderes Interesse gewidmet wurde, so geschah dies meistenteils unter besonderer Berücksichtigung der Aschenbestandteile der Pflanze. Erst in den letzten Jahren hat auch die Frage der stimulierenden Wirkung von Salzen auf synthetische bzw. analytische Prozesse der Pflanze Bedeutung gewonnen. In erster Linie wurde die Stärke der Schließzellen untersucht und dabei die verschiedenen Salzlösungen in ihrem Verhalten dem Öffnen und

Schließen der Stomata gegenüber geprüft. Die Mesophyllstärke wurde jedoch meist gar nicht dabei berücksichtigt. Leonie Schmetz (Bot. Archiv 1925) suchte nun in ihrer Arbeit eine Klärung der Frage des Stärkeabbaues in Laubblättern anzubahnen. Hier wollen wir uns der eigenartigen Pflanzengruppe der Insektivoren zuwenden. Dabei lege ich besonders die Arbeiten von Günter Schmid (Flora 1912) und G. Ruschmann zugrunde, die sich mit der Ökologie der Insektivoren beschäftigt haben. Als Anknüpfungspunkt diente mir die von Schmid gemachte Beobachtung, daß Blätter von Drosera rotundifolia, die gefüttert werden, an der betreffenden Blattstelle, wo das Insekt sitzt, die Stärke abbauen. Schmid führte damals die Erscheinung auf Einwirkung aufgenommener Salze aus der Insektenbeute zurück. Nach einer Arbeit von Spoehr liegt die Vermutung nahe, daß auch die Aminosäuren am Stärkeabbau beteiligt sind. In der vorliegenden Arbeit wird nun der Einfluß der Salzlösungen auf die Mesophyllstärke von Drosera capensis untersucht.

II. Übersicht der Stärkeverteilung bei Drosera.

Schon viele Jahre werden im hiesigen Institut Droseraceen in stattlicher Anzahl kultiviert. In der Hauptsache sind Drosera capensis L., Drosera binata Labill. und Drosera spathulata Labill. vertreten. Die Kulturen sind in einem Treibhaus untergebracht, welches eine sehr große Luftfeuchtigkeit aufweist. Die Temperatur beträgt im Durchschnitt 25 bis 30° C, kann aber bei starker Sonnenbestrahlung noch wesentlich gesteigert werden. Ungefähr 20 Exemplare jeder Spezies sind je in eine unglasierte Schale eingepflanzt, die wiederum in einer glasierten mit Wasser gefüllten Tonschale steht, so daß für dauernde gute Wasserzufuhr gesorgt ist. Die Schalen werden stets mit Regenwasser gefüllt, weil Leitungswasser den Pflanzen schadet. Ebenso schadet ihnen ein direktes Begießen. Alle diese äußeren Bedingungen waren bei jahrelangem Ausprobieren als die günstigsten für ein gutes Gedeihen gefunden worden, und so befanden sich denn die Pflanzen in einem ausgezeichneten guten Vegetationszustande, so daß sie als einwandfreies Material angesprochen werden konnten. Zu meinen Versuchen verwendete ich 5jährige Pflanzen.

Als erste Aufgabe galt es festzustellen, daß die oben genannten Pflanzen genügend Stärke in den Blättern speicherten, damit sie als brauchbares Versuchsmaterial in Betracht kamen. Zu dem Zwecke bediente ich mich der Sachsschen Jodprobe. Die Blätter kamen erst in siedendes destilliertes Wasser, dann in erhitzten Alkohol, so chlorophyll-

frei gemacht, verblieben sie in Jodjodkaliumlösung, bis die Stärkeverteilung einwandfrei zu ersehen war. Auf diese Weise stellte ich fest, daß Drosera binata als auch Drosera spathulata im Gegensatz zu Drosera capensis unverhältnismäßig wenig Stärke in den Blättern führten. Auf der Suche nach einem anderen Stoffe, der ihnen als Assimilat dienen konnte, stellte ich hauptsächlich bei Drosera spathulata reichliche Zuckermengen in den Blättern fest. Zum Zuckernachweis wurde Fehlingsche Lösung benutzt. Auch Drosera capensis zeigte Zucker in den Blättern, aber nur ganz geringe Mengen. Die Stärkemengen sind jedoch dafür hier so groß, daß das Blatt nach der Jodprobe eine metallisch glänzende Schieferfarbe aufweist. Aus diesen Gründen entschloß ich mich, in der Hauptsache Drosera capensis als Versuchsmaterial zu verwenden.

Wie schon gesagt, wies Drosera capensis in den Blättern einen besonders hohen Stärkegehalt auf. Ein quantitatives Erfassen dieser Stärkemenge ist jedoch so schwierig, daß man es bei den vielen folgenden Versuchen als unmöglich bezeichnen muß. Es bleibt also nur eine ungefähre Schätzung des Stärkegehaltes der einzelnen Blätter nach der verschiedenen Färbung bei der Jodprobe über. Wenn nämlich ein Blatt bei größtmöglicher Stärkemenge eine metallisch glänzende Schieferfarbe bei der Jodprobe aufweist, so hellt sich dieser Farbton mit abnehmender Stärkemenge bis zum hellen Gelb auf, und nach diesem verschiedenen Farbton ist es möglich, einen relativen Grad des Stärkegehaltes anzugeben. Der normale Stärkegehalt von Drosera capensis ist also durch den bewußten schieferfarbenen Ton gekennzeichnet. In diesem Zustande lassen sich Einzelheiten, wie Blattnerven oder Spaltöffnungen, nicht unterscheiden, alles ist gleichmäßig undurchsichtig schwarz, bis auf die Blattspitze, hier ist im allgemeinen ein etwas hellerer Farbton zu verzeichnen.

Die Blattspitze (vgl. Fig. 1) führt also gemeinhin etwas weniger Stärke als das übrige Blatt. Der Blattstiel dagegen ist genau so undurchsichtig schwarz, weist also die gleiche große Stärkemenge wie das übrige Blatt auf, ja, aus meinen Erfahrungen heraus möchte ich sagen, der Blattstiel führt meist noch mehr Stärke als die Blattspreite, denn Blätter mit etwas hellerer Färbung wiesen im Blattstiele stets noch die tiefschwarze Farbe auf. Bei heller gefärbten Blättern war weiterhin zu erkennen, daß längs der Blattnerven eine größere Stärkespeicherung zu verzeichnen war (Fig. 2). Die Tentakeln der Blätter führen niemals auch nur Spuren von Stärke, besitzen jedoch die Fähigkeit auf Zuckerlösung Stärke zu bilden. Die Schließzellen der Spaltöffnungen führen auf jeden Fall immer Stärke.

Verfolgen wir den Blattstiel ein Stück nach unten, so gelangen wir zur kurzen Sproßachse. Querschnitte durch sie zeigen ebenfalls sehr große Mengen gespeicherter Stärke.

Genau so weisen auch die Wurzeln großen Stärkereichtum auf. Dicht gedrängt lagert ein Stärkekorn neben dem anderen. Diese Stärkekörner sind sehr viel größer als die des Blattstieles und der Blattspreite.

Der Stärkegehalt ist, je nach dem Alter der Blätter, sehr verschieden. Junge, noch nicht vollentwickelte Blätter führen keine nennenswerte Mengen, sie sind ja ohne weiteres zu erkennen und werden daher zu Versuchen nicht verwendet (Fig. 3). Junge, vollentwickelte Blätter dagegen führen sehr deutliche Mengen Stärke. Hier ist ein Verwechseln mit kleinen erwachsenen Blättern nicht immer zu vermeiden. Das kann zu ungleichmäßigen Versuchsresultaten führen, weil erst das ausgewachsene

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Blatt die normale Stärkemenge besitzt. Alte Blätter führen dem Augenschein nach die gleichen Stärkemengen wie erwachsene Blätter, da die Färbung bei der Jodprobe gleich ist. Leider reicht aber in dem Falle der tiefsten Färbung die Unterscheidungsmethode gar nicht mehr aus, denn ein altes Blatt kann dabei im Gegensatz zu einem erwachsenen Blatte bei gleicher tiefster Färbung sicherlich mitunter die doppelte Stärkemenge führen, was eben nicht mehr zu kontrollieren ist.

Bei den vielen im Verlauf eines Jahres gemachten Beobachtungen konnte ich feststellen, daß der Stärkegehalt im Verlauf eines Tages auf Grund der Jodprobe konstant, also sowohl am Tage wie in der Nacht gleich groß ist. Auch geringfügigen Witterungseinflüssen ist er nicht unterworfen. Nach einer längeren Regenperiode ist allerdings Stärke-

abnahme zu verzeichnen. Bei einigermaßen günstiger Witterung bleibt also der Stärkegehalt den ganzen Sommer hindurch dem Augenschein nach ungefähr konstant. Im Gegensatz hierzu weisen die Pflanzen im Winter fast gar keine Stärke mehr in den Blättern und Blattstielen auf, wohl noch in der Sproßachse und in den Wurzeln. Ferner nehmen die Blätter im Winter eine viel intensivere Grünfärbung an, was auf eine größere Chlorophyllanreicherung schließen läßt, wahrscheinlich um die geringere Lichtintensität besser ausnützen zu können. Die Reizbarkeit der Tentakeln, verbunden mit Reizung des ganzen Blattes, in Form des Einrollens, hat im Winter so gut wie ganz aufgehört.

Wie ist der Stärkegehalt abgeschnittener Blätter? Frische, also turgeszente Blätter, wurden abgeschnitten und in Petrischalen auf Aqua dest. gelegt. Auf diese Weise konnten die Blätter viele Tage vollkommen frisch und turgeszent erhalten werden. Die bis zu 12 Tagen fortgesetzte Prüfung ergab keinerlei Abnahme im Stärkegehalt. Die Blätter befanden sich dabei im Licht in einer wasserdampfgesättigten Atmosphäre, bei einer gewöhnlichen Zimmertemperatur von annähernd 18° C. Bei allen späteren Versuchen wurden stets Kontrollversuche mit Aqua dest. angestellt. Erst bei annähernd 40° C bewirkt die Temperatur Stärkeschwund. Wahrscheinlich ist das mit dem Prozeß des Absterbens verbunden, welcher bei dieser hohen Temperatur eintritt und leicht an der Bräunung bis Schwärzung, welche die Blätter erfahren, zu erkennen ist. — Alsdann wurden Blätter bei Zimmertemperatur im Licht dem Welken ausgesetzt. Dabei zeigte sich, daß nach 1—2 Tagen in den welken Blättern die Stärke merklich zu schwinden beginnt und nach 3—10 Tagen, wenn die Blätter vollkommen verwelkt sind, auch weitgehender Stärkeschwund eingetreten ist. Restlos verschwindet die Stärke nicht.

Wichtig war nun zu wissen, ob durch Verdunkeln der Blätter eine Beeinflussung des Stärkegehaltes zu erzielen ist. Dabei zeigen sich, außer bei welken Blättern, dieselben Resultate wie im Licht. Nur bei welken Blättern wird durch Verdunkeln offenbar eine schnellere Abnahme der Stärke herbeigeführt, die bei Zimmertemperatur im Laufe eines Tages beginnt und bis zum dritten Tage fortschreitet. Als bemerkenswert für alle weiteren Versuche entnehmen wir aus dem Vorgesagten, daß bei Temperaturen bis zu 36—38° C in einem luftfeuchten Raum aufbewahrte Blätter bei Einwirkung von Aqua dest. weder im Hellen noch im Dunkeln innerhalb 12 Tagen und mehr Stärkeschwund aufweisen. Auf Aqua dest. im Dunkeln aufbewahrte Blätter zeigten sogar nach 45 Tagen noch einen erheblichen Stärkegehalt.

III. Einfluß der Insektenverdauung auf den Stärkegehalt und analoge Erscheinungen mit Salzlösungen.

1. Insektenverdauung.

Daß Blätter, die mit Insekten behaftet sind, an der betreffenden Stelle Stärkeschwund aufweisen, mußte für Drosera capensis erst einmal sichergestellt werden. An 10 Pflanzen wurden je drei Blätter markiert, auf diese brachte ich Insektenbrei, bestehend aus zerriebenen Fliegen mit Speichel vermengt. Nach 3 Tagen wurden die betreffenden Blätter abgeschnitten und untersucht. Alle 30 Blätter zeigten deutlichen Stärkeschwund an der mit dem Insektenbrei belegten Stelle. Im Verlauf eines Jahres weiterhin gemachte Beobachtungen gaben stets aufs neue eine Bestätigung dieser Tatsache. Es steht also einwandfrei fest, daß Insektenverdauung mit Stärkeschwund verbunden ist (vgl. auch Schmid und Ruschmann für Drosera rotundifolia, Dr. binata, Dionaea muscipula, Pinguicula vulgaris). Eigentlich sollte man das Gegenteil annehmen, nämlich eine intensivere Stärkespeicherung an der betreffenden Blattstelle, da es sich bei der Insektenverdauung auf jeden Fall um einen Nährstoffgewinn handelt. Aber sicherlich wird durch das Verschwinden der Stärke erst wieder die Aufnahme neuer Nährstoffe ermöglicht. Da zu vermuten war, daß der Stärkeschwund auf der Einwirkung von mineralischen Salzen beruhe (Ruschmann), oder hier eine Analogie bestehe, konnte jetzt diese Frage hier weiter untersucht werden.

2. Der Insektenverdauung analoge Erscheinungen mit Salzlösungen.

Zur Untersuchung der Einwirkung der Salzlösungen wurden Pflanzen in kleine Töpfchen unter Glasglocken gebracht und den Blättern Tropfen von verschiedenen Lösungen appliziert. Die Glasglocken verhinderten eine Verdunstung der Tropfen. Die Temperatur unter den Glasglocken betrug 23—24° C. Zur Kontrolle wurden gleichzeitig einigen Blättern Tropfen von Aqua dest. appliziert. Tabelle 1 gibt die Versuchsresultate wieder. Eingetretener Stärkeschwund ist mit + bezeichnet. Die Versuchsdauer betrug 48 Stunden.

Bis auf das Na_2SO_4 scheinen alle Versuche eindeutig zu bestätigen, daß die oben angeführten Lösungen von Mineralsalzen Stärkeschwund in den Blättern hervorrufen. Na_2SO_4 ist auch schon bei Versuchen an Spaltöffnungsstärke als schwer permeabel erkannt worden, von einigen Autoren sogar als unwirksam hingestellt.

Bei einem weiteren Versuche ließ ich die Salzlösungen ganz anders einwirken. Eine Pflanze wurde mit den Wurzeln in eine 0,4%ige Lösung

Tabelle 1.

Salzlösung	Im Licht. Konzentration 0,2%		0,4%	
$LiNO_3$	+	+	+	+
KNO_3	+	+	+	+
$KClO_3$	+	+	+	+
K_3PO_4	+	+	+	+
K_2HPO_4	+	+	+	+
Na_3PO_4	+	+	+	+
Na_2SO_4	+	−	−	−
$NaNO_3$	+	+	+	+
$(NH_4)_3PO_4$	+	+	+	+
NH_4NO_3	+	+	+	+
Aqua dest.	−	−	−	−

von Dikaliumphosphat (K_2HPO_3) gebracht. Vor Versuchsbeginn waren die Blätter stärkereich. Nach 4 Tagen sah die Pflanze noch kräftig und gesund aus, die Tentakeln der Blätter waren völlig intakt, aber die Stärke war aus den Blättern fast vollkommen verschwunden. Eine Kontrollpflanze in Aqua dest. besaß noch ihren normalen Stärkegehalt.

Da bei solchen Versuchen die Blätter möglicherweise Stärke nach den Wurzeln ableiten, mußte diese Möglichkeit ausgeschaltet werden. Um mit Bestimmtheit sagen zu können, daß die Stärke im Blatt selbst eine Umwandlung oder einen Verbrauch erfährt, wurden alle weiteren Versuche nur noch mit abgeschnittenen Blättern angestellt. Diese erlaubten auch eine größere Vielseitigkeit in der Versuchstechnik. Nicht nur die Oberseite, sondern auch die Unterseite des Blattes ist zur Lösungsaufnahme anscheinend in gleichem Maße befähigt. Wurden die Blätter mit dem Stiel in Lösung gebracht, so zeigte sich eine besonders günstige und schnelle Einwirkung, was für eine gute Aufnahme der Lösung durch den Stiel spricht[1]).

1) N. B. Da mich die Lösungsaufnahme durch den Blattstiel interessierte, stellte ich folgende Versuche an: Blätter wurden mit den Stielen in 0,2% ige Lösungen von $LiNO_3$ gebracht, nach 1½ Stunden wurden die Blätter verbrannt und zeigten dabei an allen Teilen die rote Lithiumflamme. Sichtbare Mengen Stärke waren aber in dieser kurzen Zeit noch nicht verschwunden. Mit Hilfe von Farbstoffen glaubte ich, die relative Sauggeschwindigkeit noch besser beobachten zu können, daher brachte ich Blätter mit den Stielen in Safranin-, Fuchsin- und Gentianaviolett-Lösungen. Nach 16½ Stunden war die Safraninlösung bis zur halben Höhe vorgedrungen, Fuchsin und Genitianaviolett dagegen bis zur Blattspitze. Dabei betrug die ganze Blattlänge ungefähr 4 cm, wovon 1 cm Stiel war. Wir sehen jedoch, daß ein direkter Vergleich der Farblösungen mit den Salzlösungen in bezug auf die Schnelligkeit der Aufnahme durch das Blatt nicht möglich ist. Wahrscheinlich werden, wie auch sonst bekannt, Farblösungen langsamer aufgenommen. Besonderes Interesse verdient eine Beobach-

IV. Versuche über die stärkeabbauende Wirkung der Salzlösungen.

1. Versuchstechnik.

Die Versuche werden in verschiedener Weise variiert. Die abgeschnittenen Blätter werden auf Objektträger gelegt und in feuchte Kammern gebracht. Dies waren Petrischalen, deren Boden mit Agargallerte bedeckt war. So vorbereitet wurden den Blättern Tropfen verschiedener Salzlösungen appliziert; oder ich ließ Blätter in Petrischalen auf den Lösungen schwimmen. Auch wurden unter Glasglocken, die eine gewisse Luftfeuchtigkeit garantierten, Gläschen mit Lösungen aufgestellt, in welche die Blattstiele in vertikaler Stellung eintauchen (nachdem sie vorher unter Wasser von der Pflanze abgetrennt waren). Während des jeweils im Licht oder im Dunkeln angesetzten Versuches blieb die Temperatur möglichst konstant (Schwankungen um ein Grad waren nicht zu vermeiden). Nach Verlauf verschiedener Zeiten wurde die Prüfung auf Stärke mit der Sachsschen Jodprobe in schon beschriebener Weise vorgenommen. Bei früheren ähnlichen Versuchen über Stärkeabbau an Laubblättern wurde in der Literatur meist eine andere Versuchsmethodik angewandt. Die Blätter wurden in verschiedene gleichgroße Stücke zerschnitten. So konnte vor Versuchsbeginn an einem Stück einwandfrei der anfängliche Stärkegehalt festgestellt werden. Ferner konnten andere Blattstücke als Kontrolle benutzt werden. Es scheint, als wäre dies die sicherste Methode. Gehen wir jedoch einmal näher darauf ein, so stellen sich meiner Ansicht nach verschiedene bedeutende Mängel heraus. Durch das Zerschneiden des Blattes werden sicherlich weitgehende physiologische Veränderungen in demselben hervorgerufen. Es können Wundreaktionen chemischer und auch elektrophysiologischer Natur auftreten. Der Wasserhaushalt des Blattes wird in ganz anderer Weise geändert wie am unverletzten Blatt. Viele Zellen werden momentan zum Absterben gebracht. Alles in allem eine Fülle unkontrollierbarer und ungewünschter Nebenerscheinungen, die sich im Laufe des Versuches weiter in den

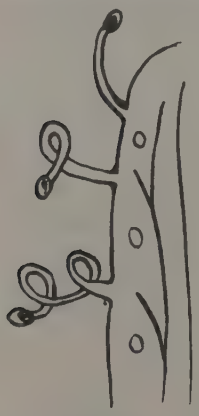



Fig. 4.

tung, die ich beim Gentianaviolett machte. Dieser Farbstoff rief je nach dem Grade des stärkeren Eindringens der Lösung eine eigenartige Reizung der Tentakeln hervor, wie uns Fig. 4 zeigt. Bei stärkerem Einwirken rollt sich der Tentakel bis zum Grunde zusammen.

verschiedensten Richtungen auswirken können. Zur Bestätigung des eben Gesagten sei auf die Arbeit von Arends verwiesen, wo festgestellt wurde, daß Salze wohl an Blattstücken Stärkeschwund in den Schließzellen hervorrufen, aber nicht an abgeschnittenen ganzen Blättern. Ein sehr beachtenswerter Befund, der grundlegende Bedeutung für das physiologische Experimentieren hat. Denn daraus erhellt, wie das Arends auch von seinen Versuchen zugibt, daß alle physiologischen Experimente, die nur an verschnittenen oder verletzten Objekten angestellt werden, in ihrer Wirkungsweise durchaus nicht mit solchen an unverletzten Objekten gleichgesetzt werden dürfen, wie das in vielen physiologischen Arbeiten mehr oder minder unbewußt geschehen ist.

Um diese Faktoren mit unbekanntem Einfluß auszuschalten, benutzte ich bei meinen Versuchen nur ganze Blätter. Dafür mußte ich mit in Kauf nehmen, den Stärkegehalt eines jeden Blattes vor Versuchsbeginn nicht feststellen zu können. Diesen Mangel konnte ich jedoch einigermaßen dadurch ausgleichen, daß ich vor Versuchsbeginn jedesmal sechs Blätter des zu verwendenden Materials auf ihren Stärkegehalt prüfte, so konnte ich mit einiger Sicherheit die durchschnittliche Stärkeverteilung der Blätter beurteilen. Jedem Versuch ging dann immer noch ein Kontrollversuch parallel, bei dem die Blätter nur mit Aqua dest. behandelt wurden. Auf diese Weise glaube ich eine hinreichende Versuchsmethodik hergestellt zu haben.

2. Vorversuche.

Im folgenden seien die ersten systematischen Versuche wiedergegeben, die ich der besseren Übersicht halber in Tabellen zusammenstelle. Zur Unterscheidung des relativen Stärkeschwundes führe ich, meinen Protokollen entsprechend, folgende Abkürzungen ein:

0 = Stärke gar nicht abgebaut,
1 = „ gering abgebaut,
2 = „ deutlich abgebaut,
3 = „ stark abgebaut,
4 = „ sehr stark bis restlos abgebaut.

Jedoch werde ich mich bei der Auswertung der Resultate zuweilen darauf beschränken müssen, 0, also gar keinen Abbau, den Zahlen 1 bis 4, d. h. Abbau verschiedensten Ausmaßes gegenüber zu stellen.

Alle 10 Salze haben während 20 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur mehr oder weniger Stärkeschwund bewirkt. Bei dem Kontrollversuche mit Aqua dest. ist die Erscheinung nicht eingetreten.

Jetzt wurden die gleichen Versuche für eine verlängerte Einwirkungszeit (40, 60, 70 Stunden) wiederholt, um festzustellen, ob die Intensität des Stärkeschwundes mit der Zeit zunimmt.

Tabelle 2.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 20 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	4 4	4 3	Na_3PO_4	3 2	2 1
KNO_3	3 3	3 3	Na_2SO_4	3 1	1 1
$KClO_3$	3 3	2 2	$NaNO_3$	3 3	1 1
K_3PO_4.	2 2	3 3	$(NH_4)_3PO_4$ . . .	2 2	4 3
K_2HPO_3	1 1	3 3	NH_4NO_3	3 3	2 2
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 3.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 40 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	3 3	3 3	Na_3PO_4	4 3	2 3
KNO_3	2 2	3 3	Na_2SO_4	1 1	1 1
$KClO_3$	4 4	3 3	$NaNO_3$	3 2	3 2
K_3PO_4.	2 2	2 2	$(NH_4)_3PO_4$ . . .	3 3	2 2
K_2HPO_3	1 1	1 1	NH_4NO_3	4 4	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 4.
Blätter mit Stiel in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 40 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	4 4	2 2	Na_3PO_4	2 2	2 2
KNO_3	3 2	3 2	Na_2SO_4	1 1	1 1
$KClO_3$	4 4	3 4	$NaNO_3$	4 3	3 3
K_3PO_4.	2 2	3 3	$(NH_4)_3PO_4$ . . .	3 2	3 2
K_2HPO_3	2 1	1 1	NH_4NO_3	2 2	2 2
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 5.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 60 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	4 4	4 4	Na_3PO_4	4 3	2 2
KNO_3	3 3	4 4	Na_2SO_4	1 1	1 1
$KClO_3$	3 3	1 1	$NaNO_3$	4 3	2 2
K_3PO_4	3 3	3 3	$(NH_4)_3PO_4$ . . .	3 3	4 2
K_2HPO_3	1 2	3 1	NH_4NO_3	2 2	4 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 6.

Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	4 4	4 4	Na_3PO_4	3 2	3 2
KNO_3	4 3	4 3	Na_2SO_4	1 1	1 1
$KClO_3$	4 4	3 3	$NaNO_3$	4 3	3 3
K_3PO_4	2 2	2 2	$(NH_4)_3PO_4$ . . .	3 3	3 3
K_2HPO_3	1 1	1 1	NH_4NO_3	2 2	2 1
Aqua dest.	0 0	0 0			

Ein wesentlicher Einfluß der längeren Einwirkungszeit ist hier kaum festzustellen. Später werden wir diesen Faktor eingehender und mit besserem Erfolge studieren.

Tabelle 7.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 20 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$Ba(NO_3)_2$	2 3	3 3	$Ca(NO_3)_2$	3 3	4 4
$BaCl_2$	3 3	2 2	$MgCl_2$	4 3	4 4
$CaCl_2$	4 4	2 2	$Mg(NO_3)_2$ . . .	3 2	3 4
Aqua dest.	0 0	0 0			

Ein Vergleich der Wirkung einwertiger und zweiwertiger Ionen hat schon immer interessiert. Es sollen daher auch, unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Zeitfaktors, die zweiwertigen Ionen mit ihrer Wirkung auf die Mesophyllstärke von Drosera untersucht werden.

Tabelle 8.

Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 20 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$Ba(NO_3)_2$	4 3	3 3	$Ca(NO_3)_2$	3 3	3 3
$BaCl_2$	3 3	3 3	$MgCl_2$	3 3	3 3
$CaCl_2$	3 3	3 3	$Mg(NO_3)_2$	3 3	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 9.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$Ba(NO_3)_2$	3 3	3 3	$Ca(NO_3)_2$	2 2	3 3
$BaCl_2$	2 2	2 2	$MgCl_2$	3 4	3 3
$CaCl_2$	3 3	2 3	$Mg(NO_3)_2$	3 2	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 10.

Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$Ba(NO_3)_2$	4 4	3 3	$Ca(NO_3)_2$	4 3	3 3
$BaCl_2$	4 3	3 3	$MgCl_2$	3 2	2 3
$CaCl_2$	3 2	3 3	$Mg(NO_3)_2$	4 4	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Betreffs der zweiwertigen Ionen läßt sich sagen, daß ein prinzipieller Unterschied in der Wirkungsweise gegenüber den einwertigen nicht festzustellen ist. Spätere Versuche bestätigen dies.

Wir ersehen aus den Tabellen 2—10, daß sämtliche verwendete Salze mehr oder weniger Stärkeschwund in den Blättern bewirken, die Temperaturen von 18—20° C scheinen dabei sehr günstig zu sein. Als günstigste Einwirkungszeit bei dieser Temperatur betrachte ich die Zeit von annähernd 2 Tagen. Bei kürzerem als 20stündigen Einwirken ist noch keine sichtbare Stärkeabnahme zu beobachten. Vermutlich nimmt die Intensität des Stärkeschwundes mit verlängerter Einwirkungszeit zu, was jedoch hier noch nicht deutlich geworden ist. Denn im einzelnen betrachtet, scheint dies nicht immer in wünschenswert klarer Weise hervorzugehen. Vergleichen wir die Ergebnisse für KNO_3 in Tabelle 2 (20 Stunden Einwirkung) mit denen von Tabelle 3 (40 Stunden Einwirkung), so könnten wir daraus schließen, daß die längere Einwirkung im Gegenteil geringeren Stärkeschwund bewirkt hat. Da müssen wir uns jedoch der allgemeinen Erfahrung (vgl. Kap. II) erinnern, daß Blätter bei gleichem Aussehen trotzdem sehr verschiedenen Stärkegehalt haben. Dazu kommen die anderen schon genannten Faktoren, wie verschiedene Tropfengröße, verschiedenes Blattalter, die nicht genau zu erfassen sind. Wir werden unsere Schlüsse aus einer größeren Versuchsanzahl mit viel größerer Wahrscheinlichkeit ziehen können.

3. Kontrollversuche mit stärkereichen Buchenblättern.

Um mich zu vergewissern, daß die Einwirkung von Salzlösungen nicht nur für Drosera typisch sei, stellte ich mit Blättern der Weißbuche (Carpinus Betulas L. var.), die sich als sehr stärkereich gezeigt hatten, Vergleichsversuche an, die uns Tabelle 11 und 12 wiedergibt.

Tabelle 11.

Buchenblätter mit Stielen in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 24 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$LiNO_3$	2 2	2 2	Na_3PO_4	2 2	2 2
KNO_3	4 4	3 3	Na_2SO_4	3 3	3 3
$KClO_3$	3 3	3 3	$NaNO_3$	3 3	3 3
K_3PO_4	3 3	3 3	$(NH_4)_3PO_4$	3 3	3 3
K_2HPO_3	2 2	3 3	NH_4NO_3	3 3	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Tabelle 12.
Buchenblätter mit Stielen in Lösung. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 24 Stunden.

Salzlösung	0,2%	0,4%	Salzlösung	0,2%	0,4%
$Ba(NO_3)_2$	3 3	3 3	$Ca(NO_3)_2$	3 3	3 3
$BaCl_2$	3 3	3 3	$MgCl_2$	3 3	3 3
$CaCl_2$	3 3	3 3	$Mg(NO_3)_2$	3 3	3 3
Aqua dest.	0 0	0 0			

Hier zeigt sich, daß die stärkeabbauende Wirkung der Salzlösungen nicht nur auf Drosera beschränkt ist. Neuere Arbeiten der letzten Jahre weisen ähnliche Resultate auf. Erwähnt seien dazu die Untersuchungen über Entleerung des Endosperms (Bessenich, Dahm, Grünfeld Weißflog).

4. Hauptversuche.

(Einfluß der Temperatur.)

Nachdem wir durch die vorhergegangenen Versuche einen ungefähren Überblick über die stärkeabbauende Wirkung der verschiedenen Lösungen gewonnen hatten, galt es jetzt im einzelnen genaue Versuche anzustellen und vor allem den unterschiedlichen Einfluß der Temperatur zu zeigen. Zu dem Zwecke bereitete ich mir aus Mercks reinsten Chemikalien $^1/_5$, $^1/_{10}$, $^1/_{25}$ und $^1/_{50}$ normale Lösungen folgender Salze:

1. $LiNO_3$
2. KNO_3
3. $KClO_3$
4. Na_3PO_4
5. Na_2SO_4
6. $NaNO_3$
7. $(NH_4)_3PO_4$
8. NH_4HO_3
9. $Ba(NO_3)_2$
10. $BaCl_2$
11. $CaCl_2$
12. $Ca(NO_3)_2$
13. $MgCl_2$
14. $Mg(NO_3)_2$

Die Lösungen wurden im Dunkeln in Erlenmeyerkolben aus Jenaer Glas mit Gummistopfen verschlossen aufbewahrt. Da auch der Wirkungsgrad untereinander verglichen werden sollte und dieser in hohem Maße von der Anzahl der in Lösung gegangenen Molekeln abhängt, erlaubten die $1/x$ normalen Lösungen einen besseren Vergleich als die prozentualen der orientierenden Versuche.

a) Versuche bei 14—16° C.

Wir beginnen unsere Versuche mit dem Temperaturintervall von 14—16° C. Temperaturen von 1—3° C und 10° C sind bei späterer Gelegenheit verwendet worden. Darum ist für dieses Temperaturgebiet auf die Tabellen 44, 65 und 67 zu verweisen. — Steht keine weitere

Bezeichnung über die Lichtverhältnisse an den einzelnen Tabellen, so sind die Versuche im Licht (diffuses Zimmerlicht) angestellt. Versuche im Thermostaten sind stets unter Lichtausschluß ausgeführt.

Tabelle 13.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C. Versuchsdauer 24 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	2	1	1	1	2	1	2	1
	1	1	1	1	0	0	0	0
	0	0	1	1	0	0	0	0
KNO_3	2	2	2	1	2	2	2	1
	2	2	1	1	0	0	1	0
	0	0	1	0	0	0	0	0
$KClO_3$	0	0	1	0	3	0	3	1
	0	0	1	0	0	0	1	1
	0	0	0	0	0	0	0	0
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Tabelle 14.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C. Versuchsdauer 48 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	1	0	1	0	0	0	1	0
	1	0	1	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0
KNO_3	2	0	1	0	2	0	1	0
	1	0	1	0	1	0	1	0
	1	0	0	0	0	0	0	0
$KClO_3$	0	1	1	0	2	0	2	0
	0	0	0	0	1	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Tabelle 15.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C. Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	1	0	2	0	2	0	0	0
	0	0	1	0	2	0	0	0
	0	0	0	0	1	0	0	0
KNO_3	0	0	1	0	1	0	1	0
	0	0	1	0	0	0	1	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
$KClO_3$	1	0	0	0	1	0	0	0
	1	0	0	0	1	0	2	0
	1	0	0	0	0	0	1	0
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Tabelle 16.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C.
Versuchsdauer 48 Stunden.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
Na_3PO_4	0 0	0 0	1 0	2 0
	0 0	0 0	0 0	2 0
	0 0	0 0	0 0	1 0
Na_2SO_4	0 0	0 0	0 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
$NaNO_3$	1 0	1 0	1 0	2 0
	1 0	0 0	1 0	1 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Tabelle 17.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
Na_3PO_4	1 0	1 0	2 0	2 0
	0 0	1 0	1 0	2 0
	0 0	0 0	0 0	1 0
Na_2SO_4	1 0	1 0	1 0	1 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
$NaNO_3$	1 0	1 0	2 0	1 0
	1 0	0 0	1 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Tabelle 18.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$(NH_4)_3PO_4$	1 0	1 0	1 0	1 0
	1 0	0 0	1 0	1 0
	1 0	0 0	0 0	1 0
NH_4NO_3	1 0	0 0	1 0	1 0
	1 0	0 0	0 0	1 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
$Ba(NO_3)_2$	0 0	0 0	1 0	0 0
	0 0	0 0	1 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
$BaCl_2$	1 0	1 0	0 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
	0 0	0 0	0 0	0 0
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Tabelle 19.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 14—16° C.
Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/15		n/50	
$CaCl_2$	0	0	1	0	1	0	2	0
	0	0	0	0	1	0	1	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
$Ca(NO_3)_2$	0	0	1	0	1	0	0	0
	1	0	1	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
$MgCl_2$	0	0	0	0	0	0	1	0
	0	0	1	1	0	0	0	0
	1	0	1	0	0	0	0	0
$Mg(NO_3)_2$	1	0	1	0	0	0	0	0
	1	0	1	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	0
Aqua dest.	0	0						
	0	0						
	0	0						

Wir ersehen aus den Tabellen 13—19, daß bei der niedrigen Temperatur von 14—16° kein oder nur ein durchaus geringer Stärkeschwund bewirkt wird, daß ferner durch längere Einwirkungszeit keine sichtliche Steigerung zu erzielen ist.

b) Versuche bei 17—20° C.

Tabelle 20.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—18° C.
Versuchsdauer 48 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	3	1	3	2	3	2	3	1
	3	1	3	2	3	0	3	0
	2	1	2	0	3	0	3	0
KNO_3	3	3	3	2	3	2	3	3
	3	3	3	0	3	1	3	2
	3	2	3	0	3	0	3	1
Aqua dest.	0	0						
	0	0						
	0	0						

Tabelle 21.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—18° C.
Versuchsdauer 48 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$KClO_3$	2	1	2	2	2	1	3	3
	2	1	2	1	1	0	3	2
	2	0	2	0	1	0	3	0
Na_3PO_4	3	2	2	1	2	2	3	1
	3	1	2	1	2	1	3	1
	2	1	2	0	1	0	2	0
Aqua dest.	0	0						
	0	0						
	0	0						

Tabelle 22.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—18° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	3	3	3	2	3	2	3	3
	3	2	3	1	3	2	3	3
	3	1	3	1	3	1	3	2
KNO_3	3	2	3	2	3	1	3	2
	3	1	3	1	3	1	1	2
	1	1	2	1	2	1	1	2
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Wenn wir die Temperatur von 14—16° C als die Grenze für die eben merkliche Einwirkung der Salzlösungen ansprechen müssen, so zeigen die Tabellen 20—23, daß die Temperatur von 17—18° C den Übergang zur normalen Einwirkung (wie man sie sich am Standort vorzustellen hat) darstellt. Hierzu eine Reihe weiterer Versuche im dunkeln Raum.

Tabelle 23.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—18° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$KClO_3$	3	2	3	2	3	1	3	1
	3	1	2	1	3	1	3	1
	2	1	2	1	2	0	1	0
Na_3PO_4	3	2	3	1	3	2	3	1
	3	1	2	1	3	2	3	2
	2	1	2	1	2	1	1	1
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Tabelle 24.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	4	3	4	4	3	1	4	0
	4	3	3	3	3	0	4	0
	4	2	4	0	3	0	2	0
KNO_3	4	4	4	1	4	1	4	3
	4	3	4	1	4	0	4	2
	4	3	4	0	3	0	4	0
$KClO_3$	2	1	3	2	2	1	4	3
	2	0	3	0	0	0	3	1
	2	0	3	0	0	0	3	0
Na_3PO_4	3	3	3	3	2	1	3	2
	3	3	3	0	1	1	3	1
	2	2	3	0	0	0	2	1
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Tabelle 25.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
Na_2SO_4	4	2	1	0	1	0	2	0
	3	0	1	0	1	0	2	1
	3	0	1	0	0	0	1	0
$NaNO_3$	3	3	2	0	2	1	3	0
	3	2	2	0	2	0	3	0
	3	2	2	0	1	0	1	0
$(NH_4)_3PO_4$	3	1	4	4	4	1	4	4
	3	1	4	1	4	1	4	4
	3	0	4	0	4	0	4	0
NH_4NO_3	4	3	4	2	4	2	4	1
	4	3	2	1	4	2	4	1
	4	0	2	0	2	1	4	1
Aqua dest.			0	0				
			0	0				
			0	0				

Tabelle 26.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$Ba(NO_3)_2$	4	3	4	3	4	2	4	1
	3	0	3	1	4	1	4	0
	3	0	3	0	3	0	1	0
$BaCl_2$	4	4	4	1	4	4	4	3
	4	1	4	0	4	4	4	2
	4	0	1	0	4	4	4	2
$CaCl_2$	4	4	4	3	4	3	4	1
	4	2	4	1	4	2	4	0
	4	0	4	1	3	2	2	0
$Ca(NO_3)_2$	4	0	4	2	4	1	2	1
	2	0	4	2	4	1	2	0
	2	0	4	0	3	0	1	0
Aqua dest.			0	0				
			0	0				
			0	0				

Tabelle 27.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$MgCl_2$	4	3	4	1	4	1	3	2
	3	2	4	1	3	1	3	1
	3	2	3	1	1	1	3	1
$Mg(NO_3)_2$	4	4	2	1	4	3	4	3
	4	0	2	1	4	2	4	2
	4	0	2	1	3	1	4	2
Aqua dest.			0	0				
			0	0				
			0	0				

Tabelle 28.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$LiNO_3$	4 4	4 3	3 3	4 2
	4 3	4 2	3 2	3 2
	4 2	3 2	3 0	3 2
KNO_3	4 4	4 3	4 2	4 2
	4 4	4 2	3 2	4 1
	4 1	4 0	3 0	2 0
$KClO_3$	4 3	4 3	4 3	4 3
	4 2	3 1	3 2	4 3
	4 1	3 0	3 1	4 3
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Die Versuche der Tabellen 24—27 werden im folgenden mit längerer Versuchszeit wiederholt.

Tabelle 29.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
Na_3PO_4	4 3	4 3	4 3	4 2
	4 3	4 2	3 2	4 1
	3 2	4 1	3 0	3 0
Na_2SO_4	4 2	4 1	2 1	3 1
	3 1	2 0	2 0	1 0
	2 0	2 0	1 0	1 0
$NaNO_3$	4 3	4 2	4 2	4 2
	4 2	4 1	3 1	3 1
	3 0	2 1	2 0	3 1
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Tabelle 30.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$(NH_4)_3PO_4$	4 3	3 4	4 3	4 4
	4 3	4 3	4 3	4 4
	4 1	4 3	3 3	4 3
$(NH_4)NO_3$	4 3	4 2	4 3	4 3
	4 3	4 2	3 3	4 3
	3 2	2 2	3 2	3 2
$Ba(NO_3)_2$	4 2	3 2	3 2	3 1
	3 2	2 1	3 2	2 1
	3 2	2 0	2 1	1 0
Aqua dest.	0	0		
	0	0		
	0	0		

Tabelle 31.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$BaCl_2$	4	3	3	2	4	3	4	3
	3	2	3	1	4	3	4	1
	3	0	3	1	3	0	3	0
$CaCl_2$	4	3	3	3	4	3	4	4
	4	2	4	2	4	3	4	3
	4	1	4	2	4	1	4	0
$Ca(NO_3)_2$	4	3	4	0	4	3	3	2
	4	3	4	2	4	2	2	1
	4	0	3	2	1	1	2	1
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Tabelle 32.
Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 70 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$MgCl_2$	4	3	4	2	4	2	3	2
	4	2	3	1	3	2	3	1
	3	1	3	0	2	1	2	0
$Mg(NO_3)_2$	4	2	4	2	4	3	4	2
	4	2	3	1	4	2	2	2
	3	1	3	0	3	0	2	1
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Tabelle 33.
Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 24 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	3	2	3	2	2	2	3	3
	3	1	2	2	3	2	3	2
	2	1	2	1	2	2	2	2
KNO_3	2	2	3	2	3	2	3	2
	2	2	3	2	2	1	3	0
	2	1	2	0	2	0	2	0
$KClO_3$	2	2	3	3	3	2	3	3
	2	2	2	2	3	2	3	3
	2	2	2	2	3	1	3	1
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Ein Vergleich der Tabellen 24—27 (Versuchszeit 42 Stunden) mit den Tabellen 28—32 (Versuchszeit 70 Stunden) zeigt deutlich die Zu-

nahme des Stärkeschwundes mit der Einwirkungszeit. — Die drei folgenden Tabellen behandeln das hier studierte Temperaturgebiet noch einmal, indem sie nur die engbegrenzte Temperaturstufe 18—20° C durch besondere Versuchsreihen herausheben.

Tabelle 34.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C. Versuchsdauer 42 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	4	2	4	4	4	3	3	3
	4	2	4	4	3	2	3	3
	4	2	4	3	3	2	2	2
KNO_3	3	2	3	3	3	3	4	3
	3	2	2	2	3	3	4	2
	2	2	2	2	3	2	3	2
$KClO_3$	2	2	3	2	4	3	4	3
	2	2	3	2	4	2	3	3
	2	1	2	3	3	1	3	3
Aqua dest.			0	0				
			0	0				
			0	0				

Tabelle 35.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C. Versuchsdauer 70 Stunden.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	4	2	4	3	3	3	4	3
	4	2	4	4	3	2	4	3
	3	2	4	3	3	2	3	3
		Z		Z		Z		Z
KNO_3	3	2	3	3	4	2	3	2
	3	2	3	3	4	2	3	2
	3	2	2	2	3	2	4	3
		Z		Z		Z		Z
$KClO_3$	2	2	2	3	3	3	4	3
	2	2	2	3	4	3	4	3
	2	2	3	3	3	3	3	3
		Z		Z		Z		Z
Aqua dest.			0	0				
			0	0				
			0	0				
Trockene Kammer			4	2				
			4	2				
			4	0 Z				

Es bestätigt sich, daß der Grad der Einwirkung wesentlich durch Verlängerung der Einwirkungszeit gesteigert werden kann. Folgende Versuche zeigen dasselbe, jedoch auch zugleich, daß die Einwirkungszeit von 120 Stunden zum Tode der Blattzellen führt.

Tabelle 36.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 18—20° C.
Versuchsdauer 120 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$LiNO_3$	Blätter vollkommen braun, also abgestorben, Stärke vollkommen geschwunden.			
KNO_3	—	—	—	—
$KClO_3$	—	—	—	—

Aqua dest. Blätter gut erhalten, kein Abbau.

Tabelle 37.

Blätter mit Stielen in Lösung. Temp. 17—20° C.
Versuchsdauer 120 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$NaNO_3$	Blätter vollständig braun geworden, abgestorben, Stärke restlos geschwunden.			
$(NH_4)_3PO_4$	—	—	—	—
NH_4NO_3	—	—	—	—

Aqua dest. Blätter noch völlig frisch, kein Abbau.

Zusammenfassend läßt sich von dem Temperaturgebiete 17—20° C sagen, daß hier eine gute stärkeabbauende Wirkung aller Salzlösungen zu verzeichnen ist. Eine Verlängerung der Versuchszeit von 20 auf 70 Stunden und darüber hinaus wirkt begünstigend. Jedoch ist eine Versuchsdauer von 120 Stunden schädlich.

c) Versuche bei 34—36° C.

Tabelle 38.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 34—36° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$LiNO_3$	4	3	4	2	1	0	2	2
	4	2	4	2	1	0	2	1
	4	1	3	2	1	0	2	1
		Z		Z		Z		Z
KNO_3	4	4	4	3	4	2	4	1
	4	3	3	1	3	2	4	1
	4	2	4	0	2	0	2	0
		Z		Z		Z		Z
$KClO_3$	4	4	4	4	4	4	4	4
	4	4	4	4	4	4	4	4
	4	2	4	4	4	4	4	3
		Z		Z		Z		Z
Na_3PO_4	4	4	4	4	4	3	4	4
	4	4	4	4	3	3	4	2
	4	4	4	4	3	3	4	1
		Z		Z		Z		Z
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Tabelle 39.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 34—35° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
Na_2SO_4	4	1	4	2	1	0	3	0
	4	1	4	1	1	0	3	0
	1	0	4	1	0	0	0	0
		Z		Z		Z		Z
$NaNO_3$	4	4	4	3	4	1	4	4
	4	4	4	4	4	1	4	2
	4	4	4	2	3	0	4	1
		Z		Z		Z		Z
$(NH_4)_3PO_4$	4	4	4	4	4	4	4	4
	4	4	4	4	4	4	4	4
	4	4	4	4	4	4	4	4
		Z		Z		Z		Z
NH_4NO_3	4	4	4	2	4	3	4	3
	4	4	4	2	4	3	4	3
	4	4	4	2	4	3	4	2
		Z		Z		Z		Z
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Tabelle 40.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 34—36° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$Ba(NO_3)_2$	4	2	4	0	4	3	4	1
	4	2	2	0	3	1	1	1
	3	2	2	0	3	0	1	0
		Z		Z		Z		Z
$BaCl_2$	4	2	4	1	4	3	4	3
	3	1	3	1	4	3	4	3
	2	1	2	1	3	0	4	0
		Z		Z		Z		Z
$CaCl_2$	3	1	4	3	4	4	4	1
	3	1	4	2	4	0	4	1
	3	1	4	0	4	0	4	0
		Z		Z		Z		Z
$Ca(NO_3)_2$	4	3	4	4	4	2	2	2
	4	3	4	2	4	2	2	2
	4	2	4	2	3	2	2	2
		Z		Z		Z		Z
Aqua dest.	0		0					
	0		0					
	0		0					

Tabelle 41.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 34—36° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5		n/10		n/25		n/50	
$MgCl_2$	4	2	4	0	3	2	2	0
	2	1	4	0	2	1	2	0
	2	1	4	0	2	0	2	0
		Z		Z		Z		Z
$Mg(NO_3)_2$	4	2	4	0	1	1	2	1
	4	2	3	0	1	1	1	0
	2	2	3	0	1	1	1	0
		Z		Z		Z		Z
Aqua dest.			0		0			
			0		0			
			0		0			

Die günstige Beeinflussung des Stärkeschwundes, die wir im Temperaturintervall von 17—20° C nur bei 70stündiger Einwirkung erzielten, wird durch die erhöhte Temperatur von 34—36° C schon bei 42 Stunden erreicht. Temperaturerhöhung und Abbau der Stärke durch Salzlösungen gehen demnach parallel.

d) Versuche bei 38—42° C.

Tabelle 42.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 38—40° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Dunkeln im Thermostaten.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
Na_3PO	Stärke restlos abgebaut, überall Bildung brauner Flecken, also Blätter schon ziemlich geschädigt und teilweise abgestorben.			
Na_2SO_4	10 Blätter restlos abgebaut, bei den übrigen 14 Blättern gering, alle stärker geschädigt.			
$NaNO_3$	Stärke restlos abgebaut, sonst wie oben.			

Aqua dest. Beginnt leichtes Welken, verbunden mit geringem Abbau.

Tabelle 43.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 40—42° C.
Versuchsdauer 42 Stunden im Thermostaten.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
Na_3PO_4	Blätter voller brauner Flecken, stark geschädigt, abgestorben. Stärke fast überall restlos verschwunden. Jedoch ist der Stärkeschwund sicherlich auf den Absterbeprozeß zurückzuführen.			

Aqua dest. Blätter ebenfalls am Absterben, beginnender intensiver Stärkeschwund.

Die Tabellen 42—43 zeigen deutlich, daß wir jetzt die maximal erträgliche Temperatur erreicht haben. In diesem Temperaturbereich sterben die Blattzellen unter gleichzeitigem Stärkeschwund ab.

5. Zusammenfassung.

a) Temperatur.

Der Einfluß der Temperatur auf das Schwinden der Stärke soll zusammenfassend noch einmal durch folgenden Versuch mit NH_4NO_3 gezeigt werden.

Tabelle 44.

Blätter in Petrischalen auf Lösungen. Temp. 1—3° C.
Versuchsdauer 72 Stunden im Dunkeln.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
NH_4NO_3	Blätter gereizt, tadellos intakt, kein Abbau.			
Aqua dest.	Kein Abbau.			
Temperatur 13—15° C.				
NH_4NO_3	3 0 3 0 0 0	3 2 3 0 0	4 2 3 1 1	4 4 4 1 1
Aqua dest.	Kein Abbau.			
Temperatur 22° C.				
NH_4NO_3	Überall fast restlos abgebaut, Blätter gereizt, tadellos intakt.			
Aqua dest.	Kein Abbau.			
Temperatur 42° C.				
NH_4NO_3	Zum Teil Abbau, Blätter braun bis schwarz, stark geschädigt, abgestorben.			
Aqua dest.	Blätter braun, abgestorben.			
Temperatur 50° C.				
NH_4NO_3	Blätter sehr stark geschädigt, braun bis schwarz, abgestorben. Überall fast völliger Abbau.			
Aqua dest.	Blätter braun, abgestorben.			

Mithin konnte festgestellt werden, daß bei der niedrigst verwendeten Temperatur von 1—3° C (Tabelle 44) eine Einwirkung der Salzlösungen, die Stärkeschwund bewirkt hätte, nicht zu erzielen war. Wohl

war bei dieser Temperatur eine Reizwirkung der Salzlösungen, d. h. Krümmung der Tentakeln und Einrollen der Blätter zu beobachten. Bei der Temperatur von 10° C (Tabelle 65 und 67) war es gleichfalls nicht möglich, Stärkeschwund zu erzielen. Die Temperaturen von 13 bis 15° C und 14—16° C (Tabelle 44 und 16—22) zeigen dann eine soeben beginnende Einwirkung auf den Stärkeschwund. Daher können wir sagen, daß in dem Bereiche der Temperaturen bis etwa 12° C keine stärkeabbauende Wirkung der Salzlösungen festzustellen ist. Das Temperaturintervall von 17—18° C (Tabelle 20—23) stellt den Übergang zur regelrechten Einwirkung dar, also beginnt in dem Temperaturintervall von 13—16° C der abbauende Einfluß der Salzlösungen gerade merklich zu werden. Das Temperaturintervall von 18—20° C (Tabelle 24—32) bis zu 34—36° C (Tabelle 38—41) ist der Abschnitt für gute und sehr gute stärkeabbauende Einwirkung der Salzlösungen. Das Intervall von 38—40° C (Tabelle 42) stellt sodann den Übergang zur Schädigung, also die maximal erträgliche Temperatur dar. Darüber hinaus zeigen Temperaturen von 40—42° C (Tabelle 43 und 44) und von 50° C (Tabelle 44) an den Blättern einen schwer schädigenden Einfluß. Diese Schädigung wird, wie am verschiedenen Aussehen der Blätter mit und ohne Salzlösung festzustellen ist, noch bedeutend durch die Lösungen verstärkt.

Was bisher über den Einfluß der Temperatur auf den Einwirkungsgrad der Salzlösung gesagt ist, gilt allgemein für eine Einwirkungszeit von 40—48 Stunden. Eine Verlängerung der Einwirkungszeit bei Temperaturen bis zu 16° C aufwärts ließ auch dann keinen intensiven Einwirkungsgrad verzeichnen. Von ungefähr 17—18° C aufwärts nahm die Intensität der Einwirkung der Salzlösungen nicht nur mit der Temperatur, sondern auch mit der Einwirkungszeit zu, und zwar so, daß eine annähernd 2tägige Einwirkung bei 40—42° C einer 5tägigen Einwirkung der Salzlösungen bei 18—20° C entspricht. Das letztgenannte Beispiel stellt maximale Werte dar, denn in beiden Fällen ist nach dieser Zeit Schädigung der Blätter, also beginnende braune Fleckenbildung und Absterben zu verzeichnen.

Wir erkennen also, daß sowohl für die Temperatur, als auch für die Einwirkungszeit Maxima vorhanden sind, deren Überschreiten stets entweder mit einer schweren Schädigung der Blätter durch die hohe Temperatur oder einer Vergiftung der Blätter durch zu lange Einwirkungszeit verbunden ist. Beide Faktoren bedingen stets ein Absterben der Blätter, was sich immer in einem Gelb-, Braun-, Rötlich- bis Schwarzfärben derselben äußert. Hierzu folgende schematische Darstellung:

Schematische Darstellung des Einflusses der Temperatur auf den Stärkeabbau.

a) bei Einwirkung von Aqua dest.,
b) bei Einwirkung von Salzlösungen,
c) bei Einwirkung von Salzlösungen unter Berücksichtigung der Einwirkungszeit.

	a)		b)		c)
50°	Schwere Schädigung der Blätter. Absterben	50°	Schwere Schädigung der Blätter. Absterben mit teilweisem Abbau verbunden	50°	Schwere Schädigung der Blätter. Absterben
40°		40°		40°	
38°	Temp. Beginnender Abbau	38°	Max. erträgl. Temp. Beg. Schädigung		
		36°			
		34°			
30°		30°	Gut und sehr guter Abbau	30°	Intensität des Stärkeschwundes durch verlängerte Einwirkungszeit gesteigert
22°	Kein Abbau				
20°		20°		20°	
		18°			
		16°	Übergang soeben merklicher Abbau	16°	
		12°			
10°		10°	Keine abbauende Wirkung	10°	Auch bei verlängerter Einwirkungszeit kein Abbau ersichtlich
0°		0°		0°	

b) Spezifische Einwirkung der Salze.

Ein Vergleich unserer schematischen Darstellung der Temperaturabhängigkeit mit bekannten fermentativen Einwirkungen, wie sie hauptsächlich Biedermann studierte, läßt uns einen Zusammenhang zwischen den von uns beobachteten Prozesse des Stärkeschwundes durch Salzösungen und den Fermentwirkungen vermuten. Die bestehenden Abweichungen sind nicht prinzipieller Natur und lassen sich dadurch erklären, daß es sich bei mir um Versuche am lebenden Objekt handelt, während die Fermentstudien im Reagenzglas ausgeführt wurden. Dabei hat Biedermann gefunden, daß bei 0° beispielsweise bei der Diastase von einer Lösung der Stärke nur wenig zu beobachten war, mit Erhöhung der Temperatur nimmt dann die Einwirkungszeit bis zu einem gewissen Optimum zu, danach erfolgt eine schnelle Schädigung des Enzyms durch die hohe Temperatur, es tritt Zersetzung ein, das Enzym verliert seine

Wirksamkeit. Dabei stellte Biedermann weiter fest, daß dieses Enzym ein an und für sich unwirksamer organischer Körper ist, in die Gruppe der Albumosen gehörig, der erst durch Salze aktiviert wird. Die Salze sind dann als Kofermente aufzufassen. Auch die von mir gemachte Beobachtung, daß in bestimmten Grenzen kürzere Einwirkung bei höherer Temperatur, in der Wirkung längerer Einwirkung bei niedrigerer Temperatur entsprechen kann, ist mit der oben entwickelten Vorstellung in Einklang zu bringen, da auch für das Enzym die Dauer der Temperatureinwirkung von großer Wichtigkeit ist.

Betrachten wir die Frage des Stärkelösungsvermögens der Salze als eng verknüpft mit dem Permeabilitätsgrade der Salze, so könnte man aus der Temperaturabhängigkeit schließen, daß bei niedriger Temperatur die Salze schwer resp. gar nicht permeieren, also auch weniger abbauend wirken; dies wäre ein beachtenswerter Faktor. Doch wie wir uns auch immer das Zustandekommen einer stärkeabbauenden Wirkung durch die Salzlösungen erklären wollen, müssen wir als Grundlage doch erst einmal annehmen, daß die Zelle die Salzlösung irgendwie aufnimmt. Nach Pantanelli, Fitting, Höber u. a. wird die Salzaufnahme (ein Absorptionsvorgang) durch das lebende Plasma bewirkt.

Dabei werden nicht die ganzen Salzmoleküle, sondern die einzelnen Ionen gesondert absorbiert. Kation und Anion werden meistens in recht ungleicher Menge absorbiert. Dabei ist die Annahme einer gesonderten Absorption von freier Base und freier Säure überflüssig, da die natürliche elektrische Ladung der Plasmakolloide das zur Ionentrennung führende Absorptionspotential schafft. Die Aufnahmeschnelligkeit variiert mit der Ionennatur, langsam permeierende Ionen erlangen bei langer Berührung die Fähigkeit, vom Plasma sich absorbieren zu lassen. Die zeitliche Aufnahme der Ionen vollzieht sich nicht geradlinig, sondern nach Art einer gehemmten Schwingung. Die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung dürfte in dem Umstande liegen, daß die von der Ionenaufnahme bedingte Quellungsvariation der Plasmagele weit langsamer als die Herstellung des Ionengleichgewichtes verläuft, so daß die Reaktion erst später als die Aktion und unter schon veränderten Bedingungen einsetzt. Hiernach haben wir die Wirkung der einzelnen Salze unserer verwendeten Lösungen zu beurteilen. Wir tun das so, indem wir alle Versuche, die gemacht wurden, zusammenstellen und einmal die Anionen in der Reihenfolge ihres Wirkungsgrades zusammenstellen, zum anderen die Kationen in gleicher Weise. Danach ergeben sich aus meinen Versuchen folgende zwei Reihen für die Begünstigung des Stärkeschwundes:

1. $NO_3 > PO_4 > Cl > SO_4$.
2. $NH_4 >$ K Na Ca Ba Li > Mg.

Da sowohl in der Tierphysiologie als auch in der Pflanzenphysiologie sich für die Gesetzmäßigkeit der lyotropen Reihen der Elektrolyte eine weitverbreitete Gültigkeit hat feststellen lassen, ist es bemerkenswert, daß im vorliegenden Falle ähnliche Reihen für das Verhältnis der Salze zur Stärkeverarbeitung bei den Droseraceen zustande kommen. Die Reihenfolge der Anionen stimmt vollkommen mit der lyotropen Reihe überein, jedoch in umgekehrter Reihenfolge, als sie für gewisse tierphysiologische Reaktionen gilt. Diese letzte Tatsache ist besonders wichtig, denn die Reihenfolge des Wasseranziehungsvermögens entspricht der lyotropen Reihe in positiver Richtung, also kann in unserem Falle die stärkeabbauende Wirkung der Salzlösungen nicht als auf dem Wasserentzug beruhend gedeutet werden. Die Reihenfolge der Kationen stimmt nur im großen mit der lyotropen Reihe überein, weist aber auch sonst schon sehr viele artspezifische Unterschiede auf. Ich will die Reihenfolge der Kationen nicht besonders betonen, es scheinen mir vielmehr vor allem die Anionen für den Wirkungsgrad verantwortlich zu sein, für sie kann die Reihenfolge im unterschiedlichen Wirkungsgrade viel klarer ausgearbeitet werden als für die Kationen, bei denen sich Unterschiede mitunter fast gar nicht herausstellen. Einen Gegensatz zu der Wirkungsweise ein- und zweiwertiger Ionen, wie ihn gerade Arends ganz klar herausgestellt hat, kann ich für meine Versuche nicht bestätigen. Auch die gemäßigtere Ansicht Jjins, daß das Stärkelösungsvermögen der zweiwertigen Verbindungen bedeutend geringer sei, kann ich nicht für die Mesophyllstärke bei Drosera bestätigen. Eine Möglichkeit der Erklärung dieser Unterschiede sehe ich nur in der Annahme der Existenz ganz verschiedener Stärkearten, nicht nur in dem Unterschied zwischen Schließzellen- und Mesophyllstärke, sondern in der Ausbildung spezifischer Stärkearten für systematische Gruppen, möglicherweise analog den artspezifischen Eiweißverbindungen (Serodiagnostik). Diese Artverschiedenheit der Stärke kann durch Verschiedenheit des Kationengehaltes der Stärke bestimmt sein. Die Resistenz der einzelnen Stärkeschichten eines Kornes ist nach Zwikker eine Funktion der Elektrolyte, welche mit der Stärke in Verbindung treten. Die Elektrolyte (Kationen) sind bei allen Stärkearten nicht gleich. Kartoffelstärke z. B. enthält in ihren Schichten kein Ca, Weizenstärke dagegen kein K, andere verhalten sich intermediär. Dadurch würden die vielen sich widersprechenden Beobachtungen über Wirkung verschiedener Salze einer gemeinsamen Klärung zugeführt.

Besonders möchte ich an dieser Stelle noch auf eine Arbeit G. Embdens hinweisen, die sich mit der Bedeutung der Ionen für den Chemismus der Muskelkontraktion und den Ablauf fermentativer Reaktionen befaßt. Ein Vergleich dieser Arbeit mit meinen Ergebnissen zeigt die prinzipielle Übereinstimmung zwischen der Beeinflussung tierischer und pflanzlicher Fermentreaktionen durch Ionen. Die Vermutung, daß bei allen Fermentreaktionen nicht nur, wie man bereits wußte, die Geschwindigkeit des Ablaufs von Spaltungen ional beeinflußt wird, sondern daß Ionenwirkungen es sind, die die Richtung intrazellularer Fermentreaktionen beherrschen, ist damit in Übereinstimmung mit den schon zitierten Arbeiten von Dahm und Bessenich (Endospermentleerung) aufs neue bestätigt.

c) Das Abbauprodukt.

(Zucker.)

Bei den Versuchen in Tabelle 35 sowie 38—41 wurden vor Versuchsbeginn außer den sechs Blättern, die auf den Stärkegehalt geprüft wurden, noch weitere sechs Blätter mit Fehlingscher Lösung auf reduzierende Zuckerarten geprüft. Dabei ergaben sich geringe Mengen von Zucker. Nach Versuchsbeendigung, also nachdem Stärkeschwund eingetreten war, wurde von jeder Konzentration je ein Blatt genommen und alle zusammen auf Zucker geprüft, was in der Tabelle durch Z angezeigt ist. Zur größten Verwunderung stellte ich fest, daß nach dem Versuche keine Zuckerreaktion mehr zu erzielen war, auch wenn noch geringere Mengen Stärke im Blatt verblieben; dabei wurde auch die α-Naphtholprobe versucht, die nichtreduzierende Zuckerarten anzuzeigen pflegt. Es bestehen nun zwei Möglichkeiten der Erklärung. Entweder ist die Stärke bei der stattgefundenen Hydrolyse gar nicht in Zucker aufgespalten worden, oder der entstandene Zucker hat einen sofortigen Weiterverbrauch erfahren. Dazu sei hier noch auf einen Aufsatz von G. Pringsheim über Stärkewanderung und Wanderstärke verwiesen. Hierin kommt Pringsheim zu dem Schluß, daß wir vielleicht unsere Ansicht über Stärkehydrolyse und -synthese völlig ändern müssen, weil die Möglichkeit des Auftretens eines noch unbekannten Zwischenproduktes zwischen Stärke und Zucker nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen sei. Meine Beobachtungen könnte ich als eine Bestätigung des Gesagten ausdeuten. Welcher Art dieses Zwischenprodukt sein könnte, sagt Pringsheim nicht, meiner Ansicht nach besteht eine sehr große Wahrscheinlichkeit, daß die Phosphorsäure beim Kohlehydratabbau in bisher unbekannter Form mit tätig ist. Sames fand

Tabelle 45.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 30—34° C.
Versuchsdauer 20 Std. im Dunkeln. Je 6 Versuche.

	Traubenzucker 5%	Traubenzucker 15%	Rohrzucker 5%	Rohrzucker 15%	Saccharose 5%	Maltose 5%	Aqua dest.
Dros. cap.	1—2 ganz geringe, 3—6 starke Stärkespeicherung.	1—6 geringe Stärkespeicherung.	1—6 geringe Stärkespeicherung.	1 keine, 2—6 geringe Stärkespeicherung.	1—2 ganz geringe, 3—4 mehr, 5—6 starke Stärkespeicherung.	1—6 sehr reichliche Stärkespeicherung.	bis auf die Schließzellen keine Stärkespeicherung.
Dros. spat.	1—2 ganz geringe, 3—6 wenig Stärkespeicherung.	1—6 geringe Stärkespeicherung.	1—2 geringe, 3—4 etwas mehr, 5—6 deutliche Stärkespeicherung	1—6g eringe bis deutliche Stärkespeicherung.	1—3 geringe, 4—6 ziemlich starke Stärkespeicherung.	1—6 geringe Stärkespeicherung.	Keine Stärkespeicherung.

Tabelle 46.

Blätter in „Agarschalen", Tropfen appliziert. Temp. 30—34° C.
Versuchsdauer 48 Stunden im Dunkeln. Je 6 Versuche.

	Traubenzucker 5%	Traubenzucker 15%	Rohrzucker 5%	Rohrzucker 15%	Saccharose 5%	Maltose 5%	Aqua dest.
Dros. cap.	1—6 starke Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	1—6 starke Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	1—6 starke Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	1—4 starke, 5—6 geringe Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	1—4 starke, 5—6 geringe Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	1—3 starke, 4—6 geringe Stärkespeicherung, auch Tentakeln.	Keine Stärkespeicherung.
Dros. spat.	1—6 starke Stärkespeicherung.	1—5 starke, 6 geringe Stärkespeicherung.	1—6 geringe Stärkespeicherung.	1—5 starke, 6 geringe Stärkespeicherung.	1—3 starke, 4—6 geringe Stärkespeicherung.	1—3 starke, 4—6 geringe Stärkespeicherung.	Keine Stärkespeicherung.

sie stets reichlich in den Pflanzen, besonders in der pflanzlichen Stärke vertreten. Auch die Eulerschen Stärkephosphatasen deuten auf eine Beantwortung der Frage in dieser Richtung. Ich möchte später noch einmal auf die Frage des sofortigen Weiterverbrauchs des Zwischenproduktes Zucker zu sprechen kommen.

V. Künstliche Stärkespeicherung durch Zucker und Hemmung derselben durch Salze.

Aus der Erwägung heraus, daß eine Salzlösung, die Stärkeschwund in den Blättern hervorruft, auch Synthese der Stärke hindern müsse, wenn es tatsächlich die spezifische Wirkung der Salzlösungen ist, die dafür in Betracht kommt, stellte ich folgende Versuche an. Blätter, die fast stärkefrei waren (weil die Versuche im Winter angestellt wurden, wo Drosera sehr wenig Stärke speichert), wurden auf verschiedene Zuckerlösungen gebracht. Es fand Stärkesynthese in den Blättern statt. Diese Tatsache ist für verschiedene andere Pflanzen hinreichend bekannt. Bemerkenswert war, daß auch die Tentakeln begannen, Stärke zu speichern. Bei den Versuchen kam Traubenzucker, Rohrzucker, Saccharose und Maltose in den Konzentrationen von 5% und 15% zur Anwendung. Nachdem ich nun einwandfrei festgestellt hatte, daß auch im Winter durch Zuckerlösungen in den stärkearmen Blättern Stärkespeicherung stattfand, änderte ich die Versuche so ab, daß während der Einwirkung der Zuckerlösung den Blättern gleichzeitig Tropfen von Salzlösungen appliziert wurden und umgekehrt, daß die Salzlösungen einwirkten und Tropfen von Zuckerlösungen appliziert wurden.

Die beiden Tabellen 45 und 46 zeigen zunächst, daß bei genügend langer Einwirkungszeit Drosera cap. in reichlichem Maße Stärke speichert. Des weiteren sehen wir, daß Drosera spat., obwohl sonst auch im Sommer immer stärkearm gefunden, durchaus die Fähigkeit besitzt, Stärke zu speichern.

Die nächsten Tabellen stellen die Versuche dar, wo Zucker und Salzlösung gleichzeitig einwirken.

Tabelle 47.

Je 10 Blätter in Petrischalen. Temp. 20—25° C im Licht.

1. a) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung schwimmend:
   nach 20 Std.: Im Mikroskop deutlich sichtbar beginnende Stärkespeicherung;
   nach 45 Std.: Blätter fast vollkommen mit Stärke angefüllt.
   b) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$ appliziert:
   nach 45 Std.: Blätter vollkommen mit Stärke angefüllt, bis auf die Stellen, wo Tropfen.

2. a) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung:
nach 20 Std.: Im Mikroskop deutlich sichtbar beginnende Stärkespeicherung;
nach 45 Std.: Blätter alle mit Stärke angefüllt, aber nicht so reichlich, wie bei 5%ig;
nach 69 Std.: Blätter vollkommen mit Stärke angefüllt.

b) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$:
nach 45 Std.: Überall Stärke, fleckweise (Tropfen!) ganz gering;
nach 69 Std.: Hemmender Einfluß der Salzlösungen ganz deutlich.

3. a) Blätter auf n/5 $NaNO_3$:
nach 45 Std.: Vollkommen stärkefrei.

b) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen von 5%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Spurenweise (Tropfen!) Stärkebildung.

c) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen von 15%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Geringer Ansatz zur Stärkespeicherung.

Tabelle 48.

Je 10 Blätter in Petrischalen. Temp. 20—25° C im Dunkeln.

1. a) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung:
nach 45 Std.: Deutlich gleichmäßige, nicht allzustarke Stärkespeicherung.

b) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/10 Na_3PO_4 appliziert:
nach 45 Std.: Im Gegensatz zu 1 bedeutend schwächere Stärkespeicherung (Einfluß der Tropfen).

2. a) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung:
nach 45 Std.: wie 1.

b) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/10 Na_3PO_4 appliziert:
nach 45 Std.: wie 2.

3. a) Blätter auf n/10 Na_3PO_4:
nach 45 Std.: Vollkommen stärkefrei.

b) Blätter auf n/10 $NaPO_4$, Tropfen von 5%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Bei 8 von 10 Blättern keine Stärkebildung.

c) Blätter auf n/10 Na_3PO_4, Tropfen von 15%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Mehr oder minder starker Ansatz zur Stärkebildung (Einfluß der Tropfen).

Tabelle 49.

Je 10 Blätter in Petrischalen. Temp. 20—25° C. im Dunkeln.

1. a) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung:
nach 20 Std.: Beginnende Stärkespeicherung, jedoch nicht so stark wie bei Versuchen im Licht;
nach 45 Std.: Reichliche Stärkespeicherung.

b) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$ appliziert:
nach 45 Std.: Reichliche Stärkespeicherung, jedoch viel weniger als bei Versuchen im Licht. Hemmender Einfluß der Tropfen ganz deutlich.

2. a) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung:
nach 45 Std.: wie 1.

b) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$ appliziert:
nach 45 Std.: wie 2.

3. a) Blätter auf n/5 $NaNO_3$:
nach 45 Std.: Vollkommen stärkefrei.

b) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen von 5%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Keine Stärke, Einfluß der Salzlösungen überwiegt, Einfluß der Tropfen demgegenüber viel zu gering.

c) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen von 15%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
nach 45 Std.: Keine Stärke, Erklärung wie zu 6.

In der gleichen Weise wie Protokoll 48 und 49 es angeben, sind weitere Versuche gemacht worden mit folgenden Salzen:

n/25 KNO_3	n/5 $(NH_4)_3PO_4$	n/5 $Ba(NO_3)_2$
n/5 $KClO_3$	n/5 NH_4NO_3	n/5 $Ca(NO_3)_2$
		n/5 $Mg(NO_3)_2$.

Die Versuchsergebnisse mit diesen Salzlösungen stimmen mit den im Protokoll 48 und 49 angegebenen Resultaten überein.

Alle diese Versuche bestätigen also die anfängliche Vermutung; nämlich Salzlösungen in den von uns angewendeten Konzentrationen hindern eine Synthese der Stärke in den Blättern von Drosera capensis. Beim Studium des Einflusses der Temperatur auf den Stärkeabbau mit Salzlösungen hatte sich das Temperaturintervall von 14—16° C als Übergang von nicht abbauender Wirkung zu abbauender Wirkung mehr nach der Seite der nicht abbauenden Wirkung hin erwiesen. Es schien mir daher von Bedeutung, auch für die Versuche über Stärkesynthese dieses Temperaturintervall zu prüfen.

Tabelle 50 gibt uns ein solches Versuchsresultat.

Tabelle 50.

Je 10 Blätter in Petrischalen. Temp. 14—16° C im Dunkeln.

1. a) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung:
   nach 20 Std.: Beginnende Stärkespeicherung;
   nach 45 Std.: Reichlich Stärke.
   b) Blätter auf 5%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$ appliziert.
   nach 45 Std.: Reichlich Stärke. Einfluß der Salzlösungen nicht zu beobachten.
2. a) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung:
   nach 45 Std.: wie 1.
   b) Blätter auf 15%iger Rohrzuckerlösung, Tropfen von n/5 $NaNO_3$ appliziert:
   nach 45 Std.: wie 2.
3. a) Blätter auf n/5 $NaNO_3$:
   nach 45 Std.: Vollkommen stärkefrei.
   b) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen von 5%iger Rohrzuckerlösung appliziert:
   nach 45 Std.: Geringer Ansatz zur Stärkebildung (Tropfen).
   c) Blätter auf n/5 $NaNO_3$, Tropfen auf 15%iger Rohrzuckerlösung appliziert.
   nach 45 Std.: wie 6.

NB. Das Temperaturminimum für Stärkesynthese aus Zucker liegt nach Winklers Angaben für tropische Pflanzen bei 12—15° C.

Gleiche Versuche (wie in Tabelle 50) wurden für die übrigen Salzlösungen angestellt, nämlich für:

n/25 KNO_3	n/5 $(NH_4)_3PO_4$	n/5 $Ba(NO_3)_2$
n/5 $KClO_3$	n/5 NH_4NO_3	n/5 $Ca(NO_3)_2$
	n/5 $Mg(NO_3)_2$	n/10 Na_3PO_4.

Die Ergebnisse der Versuche glichen dem erstgenannten Beispiel mit n/5 $NaNO_3$. Es läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß die verwendete Temperatur von 14 – 16° C den Einfluß der Salzlösungen hemmt

oder besser gesagt, daß bei dieser Temperatur die Salzlösungen noch nicht einwirken, so daß ungehindert Stärkesynthese stattfinden kann.

Mit den beim Stärkeabbau gemachten Erfahrungen ergibt sich eine sehr gute Übereinstimmung, und unsere anfängliche Überlegung, daß Salzlösungen, die Stärkeabbau bewirken, auch Synthese hindern müssen, hat sich als richtig herausgestellt. Nehmen wir an, was Iljin für die Schließzellen sagt, daß im Blatt zwei Enzyme vorhanden sind, ein synthetisches und ein analytisches, so wären nach unseren letzten Versuchen die Wirkungen der Salzlösungen so zu erklären, daß das synthetische Enzym durch Salze in seiner Funktion zum mindesten gehemmt wird, also nur noch das analytische wirksam bleibt, sozusagen indirekt aktiviert und dann seine vermehrte Bildung veranlaßt wird.

VI. Stärkeabbau in zerstörten Blättern mit Salzlösungen.

Um zu einer theoretischen Vorstellung über die Wirkung der Salze im vorliegenden Falle zu kommen, müssen wir uns weiter fragen, haben die Salzlösungen zum Stärkeabbau die Funktionen des lebenden Blattes, des Plasmas, nötig oder wirken sie auch ohne dies auf den toten Stärkekörper lösend ein? Diese Frage suchte ich durch folgende Versuche zu beantworten. — Frische Blätter wurden im Mörser leicht zerrieben und der so erhaltene Brei im Erlenmeyerkolben im Thermostaten mit Salzlösungen angesetzt. Thymolwasser diente dabei zum Sterilisieren der Flüssigkeit. Die Temperatur wurde auf annähernd 28° C gehalten. Da das Zellgewebe auf diese Art vollkommen zerstört war, werden wohl auch kaum einzelne vielleicht nicht beschädigte Zellen noch lange lebensfähig geblieben sein. Hierzu die nächsten Tabellen.

Tabelle 51.

Je 10 Blätter zerrieben, mit Thymolwasser sterilisiert.
Temp. 28° C im Dunkeln.

Zeit	Aqua dest.	n/5 KNO_3	n/10 KNO_3	n/25 KNO_3	n/50 KNO_3
2 Tage . .	Kein Abbau	Kein Abbau	Kein Abbau	Kein Abbau	Kein Abbau
4 „ . .	„ „	„ „	ganz geringer Abbau	„ „	„ „
10 „ . .	„ „	ganz geringer Abbau	ganz geringer Abbau	„ „	„ „
20 „ . .	„ „	etwas stärk. Abbau	etwas stärk. Abbau	„ „	„ „
40 „ . .	„ „	fast keine Stärke mehr	starker Abbau	„ „	„ „
50 „ . .	Keine Änderung, keine Zuckerreaktion.				

Tabelle 52.
Je 10 Blätter zerrieben, mit Thymolwasser sterilisiert.
Temp. 28° C im Dunkeln.

Zeit	Aqua dest.	n/10 $NaNO_3$	n-HCl
48 Stunden	deutliche Stärkereaktion	deutliche Stärkereaktion	keine Stärkereaktion
10 Tage	deutliche Stärkereaktion	deutliche Stärkereaktion	keine Stärkereaktion
Zuckerprüfung . . .	kein Zucker.		

Tabelle 53.
Je 15 Blätter zerrieben, mit Thymolwasser sterilisiert.
Temp. 28° C im Dunkeln.

Zeit	Aqua dest.	n/5 $NaNO_3$	n/10 $NaNO_3$	n/25 $NaNO_3$	n/50 $NaNO_3$
2 Tage . .	kein Abbau	ganz geringer Abbau	ganz geringer Abbau	kein Abbau	kein Abbau
5 „ . .	„ „	fast restlos abgebaut	ganz geringer Abbau	„ „	„ „
12 „ . .	„ „	fast restlos abgebaut	ganz geringer Abbau	„ „	„ „
15 „ . .	„ „	fast restlos abgebaut	ganz geringer Abbau	„ „	„ „
40 „ . .	keine weitere Änderung, keine Zuckerreaktion.				

Tabelle 54.
Je 15 Blätter zerrieben, mit Thymolwasser sterilisiert.
Temp. 28° C im Dunkeln.

Zeit	Aqua dest.	1 Teil KNO_3 n/25 1 „ $NaNO_3$ n/5 2 „ $LiNO_3$ n/10
2 Tage	kein Abbau	kaum merklicher Abbau
3 „	„ „	geringer Abbau
4 „	„ „	gut erkennbarer Abbau
40 „	„ „	gut erkennbarer Abbau, keine Zuckerreaktion.

Von allen in den Tabellen 51—55 angeführten Versuchen wurden jedesmal zwei Serien gleichzeitig nebeneinander angestellt. Wir ersehen nun aus diesen Versuchen, daß zum Teil auch noch in dem hergestellten Blattbrei bei Gegenwart der Salzlösungen ein Stärkeabbau zu verzeichnen

Tabelle 55.
Je 15 Blätter zerrieben, mit Thymolwasser sterilisiert.
Temp. 28° C im Dunkeln.

Zeit	Aqua dest.	n/5 $LiNO_3$	n/10 $LiNO_3$	n/25 $LiNO_3$	n/50 $LiNO_3$
2 Tage . .	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau
5 „ . .	„ „	merkl. gering. Abbau	merkl. gering. Abbau	„ „	„ „
12 „ . .	„ „	Abbau hat noch zugenommen	Abbau hat noch zugenommen	„ „	„ „
18 „ . .	„ „	wie nach 12 Tagen	wie nach 12 Tagen	„ „	„ „
27 „ . .	„ „	Abbau hat noch etwas zugenommen	wie nach 12 Tagen	„ „	„ „
35 „ . .	keine Änderung, keine Zuckerreaktion.				

ist. Allerdings geht er sehr viel langsamer vor sich, als wir das an den lebenden unverletzten Blättern beobachtet haben; auch ist die Intensität bedeutend geringer. Nehmen wir nun an, daß die Salzlösungen dadurch Stärkeabbau bewirken, daß sie das dafür in Betracht kommende Enzym aktivieren und dessen reichliche Bildung veranlassen, so ist auch für

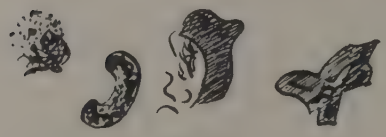


Fig. 5.

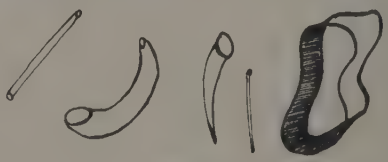


Fig. 6.

die letzten Versuche mit Blattbrei eine Erklärung gefunden, es kann nämlich in der toten Zelle keine weitere Neubildung resp. nur eine sehr viel langsamere Neubildung von Enzym durch die Salzlösungen bewirkt werden, weil die zerstörte Zelle dazu zum mindesten weniger befähigt ist. Es wird also nur die geringe Menge von Enzym, die im Augenblick des Zerstörens der Zelle in dieser vorhanden war, sofort aktiviert. Daher geht der Abbau sehr viel langsamer und weniger intensiv vor sich.

Die gleiche Erklärung gilt für einige Versuche, die ich zum Vergleich mit Weizenstärkekörnern ausführte.

Tabellen 56—58 geben uns diese Resultate.

Tabelle 56.

Weizenstärkekörner (ganz geringe Menge), mit Thymolwasser sterilisiert. Temp. 32° C. im Dunkeln. (2 Serien.)

Zeit	Aqua dest.	n/5 $LiNO_3$	n/10 $LiNO_3$	n/25 $LiNO_3$	n/50 $LiNO_3$
2 Tage . .	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau
8 „ . .	„ „	ganz langsam beginnende Auflösung der Stärkekörner	„ „	„ „	„ „
15 „ . .	„ „	Typ. Bild korrodierter Körner. Fig. 5.	„ „	„ „	„ „
20 „ . .	„ „	zum großen Teil gelöst, alle Körner Spuren der Lösung	„ „	„ „	„ „
50 „ . .	„ „	Restlose Lösung tritt nicht ein		Kaum merklich korrodiert	

In allen Fällen keine Zuckerreaktion.

Tabelle 57.

Weizenstärkekörner (geringe Menge), mit Thymolwasser sterilisiert. Temp. 32° C im Dunkeln. (2 Serien).

Zeit	Aqua dest.	1 Teil KNO_3 n/25 1 „ $NaNO_3$ n/25 2 „ $LiNO_3$ n/10
nach 2 Tagen	kein Abbau	kein Abbau
„ 3 „	„ „	stark einsetzende Lösung der Stärke
„ 4 „	„ „	Stärke restlos gelöst, keine Zuckerreaktion

NB. geringe Menge = mikroskopisch nachweisbar.

Die Tabellen 56—58 zeigen zwar, daß auch bei völliger Isolation der Stärkekörner vom lebenden oder toten Blattgewebe resp. Endosperm noch lösende Wirkung der Salze zu beobachten ist; doch können wir aus dem langsamen Verlaufe und der geringen Intensität aller Versuche dieses Kapitels, im Gegensatz zu den übrigen Versuchen schließen, daß das funktionelle Plasma zumindest bei seiner Gegenwart eine wesentliche Beschleunigung des Stärkelösungsprozesses bedingt.

Tabelle 58.
Weizenstärkekleister (ganz dünn), mit Thymolwasser sterilisiert. Temp. 32° C im Dunkeln. (2 Serien.)

Zeit	Aqua dest.	n/5 $LiNO_3$	n/10 $LiNO_3$	n/25 $LiNO_3$	n/50 $LiNO_3$
2 Tage . .	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau	kein Abbau
5 „ . .	„ „	Allgemeine Jodreaktion beginnt schwächer zu werden, die Reste stark violett gefärbt. Fig. 6		„ „	„ „
10 „ . .	„ „	Nur noch Bruchstücke der Hüllen gefärbt		„ „	„ „
20 „ . .	„ „	Weitere Lösung tritt nicht ein		„ „	„ „
40 „ . .	keine Änderung, keine Zuckerreaktion.				

VII. CO_2-Atmung von Drosera und Einfluß der Salzlösungen.

Im vorliegenden Kapitel kommt es uns darauf an, zu untersuchen, wie sich die normale Atemintensität der Droserablätter zu derjenigen bei Einwirkung von Salzlösungen verhält. Mit der in Fig. 7 dargestellten

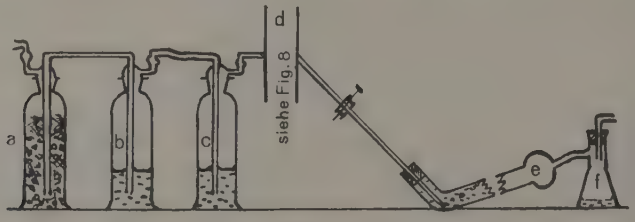


Fig. 7.

Apparatur, die ich als zweckentsprechend ausprobiert habe, nahm ich jetzt Bestimmungen der CO_2-Atmung vor. Fig. 8 stellt den wichtigsten Teil des Apparates, die Atemkammer, allein dar.

Ausgeführt wurden die Versuche im wesentlichen so, daß durch die Apparatur ein möglichst gleichmäßiger CO_2-freier Luftstrom gesogen wurde, der zuerst das Gefäß a passiert, welches Natronkalk zum Absorbieren des CO_2 enthält, Gefäß b dient als Sicherung und Kontrolle der völligen CO_2-Absorption und ist mit KOH gefüllt. Im Gefäß c erhält der Luftstrom die nötige Feuchtigkeit dadurch, daß er durch H_2O geleitet wird und kann jetzt die mit den Versuchsobjekten beschickte Atemkammer d passieren und sich dort mit dem Atmungsprodukte (CO_2) beladen. Das Pettenkofersche Rohr e ist mit titrierter

Barytlauge gefüllt, welche dem in langsamer, gleichmäßiger Gasblasenkette hindurchgleitenden Luftstrome das CO_2 aus der Atemkammer durch Bildung von unlöslichem Karbonat entzieht. Gefäß f stellt dann nur noch eine Sicherung gegen die daran anschließende Wasserstrahlpumpe dar. Nach dem Versuche wird die Barytlauge in einem luftdicht verschlossenen Gefäß 24 Stunden zum Absetzen des Karbonates stehen gelassen und dann titriert. So ergibt sich weiter durch Berechnung die absorbierte CO_2-Menge, die uns dann als Maß der Atemintensität der Blätter dient. Die Atemkammer, wie sie Fig. 8 zeigt, setzt sich zusammen aus der Verdunkelungshülle 1, einer mit Wasser gefüllten Glasschale 2, welche die Temperatur konstant hält; zwischen 1 und 2 befindet sich eine Isolierungsschicht aus Holzwolle, Gefäß 3 ist dann die eigentliche Atemkammer, sie wird am Boden mit Fließpapier ausgelegt, das entweder mit Aqua dest. oder der zu prüfenden Salzlösung übergossen wird; darauf werden dann jedesmal 10 Droserablätter gelegt. Der Luftstrom wird bei A eingesogen und verläßt die Kammer bei B. Ein in der Kammer befindliches Thermometer gestattet jederzeit von außen das Ablesen der Temperatur.

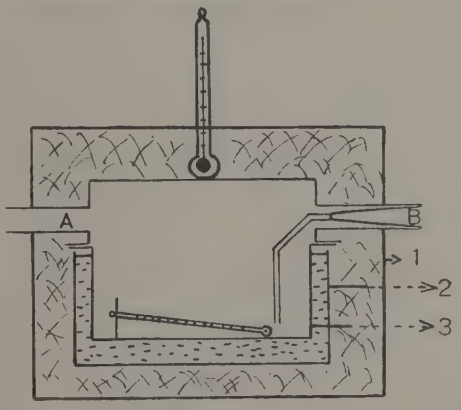


Fig. 8.

Da es mir in der Hauptsache darauf ankam, den Unterschied zwischen der normalen Atmung und der bei Einwirkung von Salzlösungen zu studieren, begann ich damit, mir eine Vorstellung von der normalen Atmung zu verschaffen. Zu diesem Zwecke wurden 10 Blätter in die Atemkammer auf Aqua dest. gebracht. Nach je 2 Stunden wurde ein anderes frischgefülltes Pettenkofersches Rohr eingeschaltet, so daß jede Zahlenangabe der ausgeatmeten CO_2-Menge sich auf dieses Zeitintervall bezieht. Zur graphischen Darstellung der Versuchsergebnisse erwies es sich als zweckmäßig, einfacherere Zahlen zu haben, als sie die veratmeten Grammengen CO_2 darstellen, daher bezeichnete ich die in Tabelle 59 zuerst gewonnene Menge von 0,0052 g CO_2 als Verhältniszahl 1 und bezog die anderen Werte darauf. Die absoluten Zahlen sind wahrscheinlich alle durchgehend etwas zu groß, weil beim Füllen der

Pettenkoferschen Rohre als auch beim Titrieren der Zutritt von Zimmerluft nicht vermieden werden konnte.

Tabelle 59 gibt eine Beobachtungsserie im Tageslicht wieder. Die zu untersuchenden Blätter wurden also in der unverdunkelten Atemkammer belassen. Die Atemkammer wurde den Temperatur- und Lichtschwankungen eines SO-Fensters ausgesetzt. Tabelle 60 veranschaulicht die Resultate während der Nachtstunden, d. h., von abends 8^h bis zum anderen Morgen 6^h.

Die Lichtmessungen wurden mit einem Graukeilphotometer nach Eder-Hecht durchgeführt. Die Rubrik Grad gibt dabei an, wie weit durchkopiert war, daraus berechnet sich dann unter Berücksichtigung der Keilkonstanten nach dem Wiesnerschen System die relative Lichtstärke, die ich einer Tabelle entnahm.

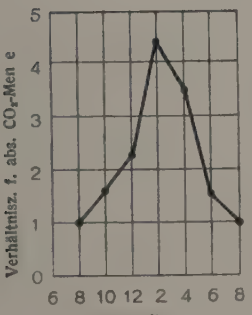
Tabelle 59.

Laufende Zeit	Expositions-Zeit	Kammer-temperatur	Lichtmessung			Verhältnis-zahlen f. CO^0 (v)
			Expositions-Zeit	Grad	relative Stärke	
6–7 morgens		14°	6,15 6,45	58	29,04	
7–8	6–8	14°		68	58,62	1
8–9		15,25°		72	77,72	
9–10	8–10	16,25°		78	118,4	1,6
10–11		18,25°		74	89,33	
11–12	10–12	19,00°		82	157,00	2,3
12–1		18,75°		88	238,3	
1–2	12–2	19,0°		90	274,2	4,4
2–3		23,0°		78	118,4	
3–4	2–4	17,5°		74	89,3	3,5
4–5		17,5°		68	58,6	
5–6	4–6	17,0°		68	58,6	1,6
6–7		16,5°		58	29,0	
7–8	6–8	16,5°	7,15 7,45	48	14,4	1

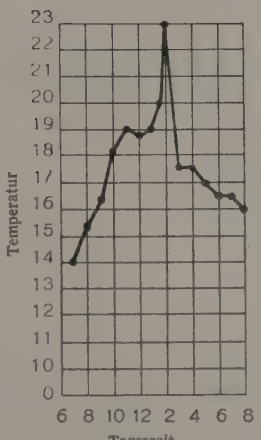
Die Ergebnisse der beiden Tabellen 59 und 60 sind auf den Kurven 1 und 2 graphisch verwertet: Kurve I gibt in drei Darstellungen die Tagesbeobachtungen, und zwar a) bezüglich der ausgeatmeten CO_2-Menge, b) der Temperaturverhältnisse und c) des Verlaufs der Lichtintensitäten. Die Kurven stimmen in ihrem Verlauf sehr gut überein, besonders augenfällig ist das 2^h-Uhr-Maximum bei CO_2-Menge und Temperatur, was bei der Lichtintensität logischerweise schon etwas früher liegen muß. Ähnlich wie für die Tagesbeobachtungen liegt die Sache

Tabelle 60.

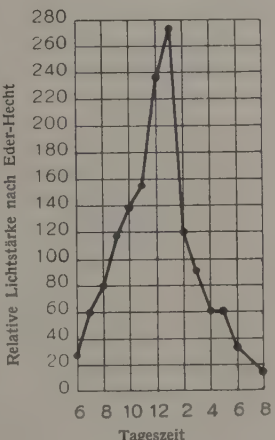
Laufende Zeit	Expositions-Zeit	Kammertemperatur	Lichtmessung: Expositions-Zeit	Lichtmessung: Grad	Lichtmessung: relative Stärke	Verhältniszahlen f. CO^0 (v)
8–9		15°	8,15	8	0,87	
abends			9,15			
9–10	8–10	15°				0,83
10–11		15°				
11–12	10–12	14,5°				0,56
12–1		14,5°				
1–2	12–2	14,0°				0,56
2–3		14,5°				
3–4	2–4	14,5°		10	1	0,7
4–5		14,25°		28	3,54	
5–6	4–6	14,5°	5,15	34	5,39	1
			6,15			



Kurve 1 a.



Kurve 1 b.

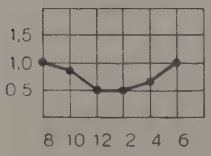


Kurve 1 c.

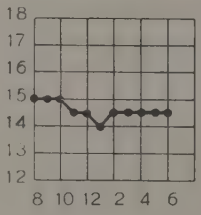
für die Nachtbeobachtungen (Kurve 2). Nur sind die Kurven nicht so demonstrativ, weil alle drei Faktoren keine wesentlichen Schwankungen erfahren. Darstellung d) auf Kurve 2 vereinigt nun alle sechs Kurven in einem Ordinatensystem von einem gemeinsamen Anfangspunkte ausgehend. Kurz zusammengefaßt möchte man zunächst daraus schließen, daß die Atmung von der Temperatur und der Lichtstärke beeinflußt wird, und zwar so, daß sie mit steigender Temperatur und Lichtstärke ebenfalls steigt, bei Abnahme genannter Faktoren fällt. Daß die Atmung innerhalb der Temperaturgrenzen von 0° bis annähernd 25° C

der van't Hoffschen Regel folgt, ist bekannt, dagegen ist die Einwirkung des Lichtes auf die Atemgröße eine umstrittene Frage.

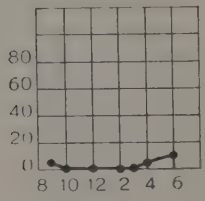
Die nächste Versuchsserie ist in der Anordnung und Durchführung bis auf die Temperatur, die ich in möglichst engen Grenzen zu halten suchte (20—21° C) der erstbeschriebenen gleich. Es zeigte sich nun, daß die Atemgröße nur noch geringe Schwankungen zwischen den Verhältniszahlen 3 und 4 aufwies, sich also dem Temperaturverlauf anzugleichen suchte, nicht aber der Kurve der Lichtintensität, welche ähnlich wie in Tabelle 59 große Wechsel und Unterschiede zeigte. So dürfen wir sagen, unter den geschilderten Versuchsbedingungen ist die Atemintensität von der Temperatur abhängig. Beziehungen zur Intensi-



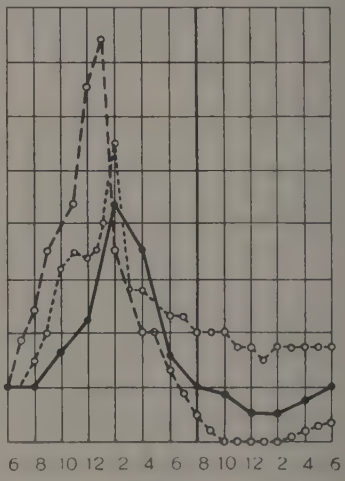
Kurve 2a.



Kurve 2b.



Kurve 2c.



Kurve 2d.

tät des Lichtes konnten nicht ermittelt werden. Eine weitere Versuchsserie, die bei konstanter Temperatur (20—21° C) im Dunkeln angestellt wurde, lieferte denn auch die gleichen Ergebnisse, wie vorher im Licht. Die graphische Darstellung auf Kurve 3 gibt uns ein Bild, daß als Norm für den Atemverlauf der beiden Versuchsserien im Lichte und im Dunkeln bei konstanter Temperatur anzusehen ist.

Tabelle 61 bringt eine Anzahl von Stichbeobachtungen an verschiedenen Tagen zu verschiedenen Zeiten, die uns alle im einzelnen den Verlauf der Kurve 3 bestätigen.

Wir kennen jetzt den Verlauf der Atmung soweit, daß wir dazu übergehen können, den Einfluß von Salzlösungen zu studieren.

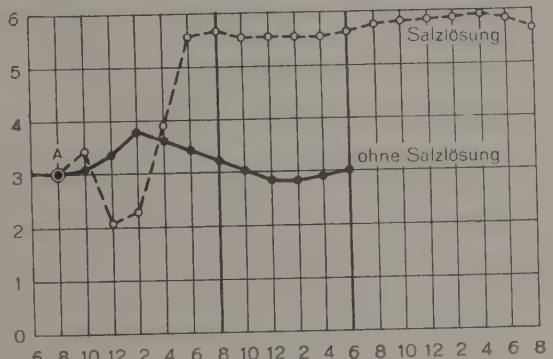
An Stelle des Aqua dest. bringen wir n/10 $NaNO_3$ in die Atemkammer und legen die Blätter auf diese Lösung. Die Temperatur wird

Tabelle 61.

Atemversuche an verschiedenen Tagen, zu verschiedenen Zeiten, bei konstanter Temperatur von 20—21° im Dunkeln.

Versuchszeit	v	Versuchszeit	v	Versuchszeit	v
9½—11½ vorm.	3,5	4— 6 nachm.	3,2	12—2 nachm.	3,9
8 —10 „	3,0	9—11 vorm.	3,2	2—4 nachm.	3,5
2½— 4½ nachm.	3,5	10—12 „	3,5	12—2 „	3,6
6 — 8 vorm.	2,8	7— 9 „	3,0	2—4 „	3,7
5 — 7 nachm.	3,4	6— 8 nachm.	3,0	6—8 vorm.	3,2

auf 20—21° C gehalten und die Atemkammer verdunkelt. Unsere Vermutung einer Steigerung der Atemtätigkeit durch die Reizwirkung der Salzlösung auf das Plasma trifft zu. Der veränderte Atemverlauf wird durch die rote (gestrichelte) Kurve auf Kurve 3 veranschaulicht. Betrachten wir diese im einzelnen: Einem ersten ganz geringen Anstiege in der Zeit von 8—10^h folgt ein bedeutender Abfall, erst um 12^h wendet sich die Kurve wieder aufwärts. Hier liegt eine Erscheinung vor, wie sie für eine Reihe anderer Reizreaktionen bekannt ist. Vielleicht kann man diesen „Abfall" als „Schreckreaktion" mit darauffolgendem Gewöhnen an den Reiz, an die neue Lebensbedingung, auffassen. Nach dem Anpassen folgt ein rapider Anstieg, der fast die doppelte Höhe des üblichen Atemverlaufes ohne Salze erreicht. Diese Höhe wird auffällig lange beibehalten. Die Tagesbeobachtung wurde aus technischen Gründen abends 8^h abgeschlossen (vgl. die Senkrechte im Diagramm), das zum Versuch benutzte Blattmaterial gewöhnlicher Zimmerluft überlassen und nach 24 Stunden mit der Nachtbeobachtung begonnen. Die Atemwerte blieben auf der innegehaltenen außerordentlichen Höhe, ja auch noch nach einer weiteren Zwischenzeit von 24 Stunden (vgl. 2. Senkrechte), als abermals Tagesbestimmungen einsetzten.



Kurve 3.

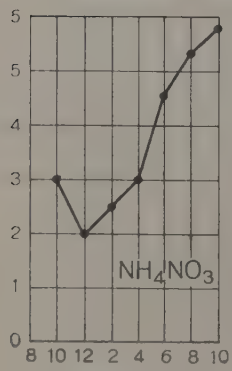
Was für n/10 $NaNO_3$ gilt, erweist sich auch für andere 1/10 normale Salzlösungen als zutreffend. Hiervon überzeugten mich eine Reihe Stichproben, die in Tabelle 62 vereinigt worden sind.

Tabelle 62.

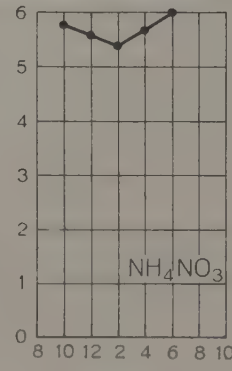
Atemversuche an verschiedenen Tagen zu verschiedenen Zeiten, bei konstanter Temperatur von 20—21° C im Dunkeln, mit verschiedenen Salzlösungen, die immer einen Tag vor Versuchsbeginn appliziert wurden.

Salzlösung	Versuchszeit	v	Salzlösung	Versuchszeit	v
n/10 Na_3PO_4	10—12 vorm.	5,9	n/10 $MgCl_2$	8—10 vorm.	5,2
n/10 $LiNO_3$	2— 4 nachm.	5,6	n/10 Na_3PO_4	10—12 „	6,0
n/10 $MgCl_2$	8—10 vorm.	5,5	n/10 NH_4NO_3	8—10 „	5,6
n/10 $NaNO_3$	9—11 „	5,8	n/10 $LiNO_3$	9—11 „	5,3
n/10 NH_4NO_3	2— 4 nachm.	6,0	n/10 Na_3PO_4	2— 4 nachm.	6,2
n/10 $LiNO_3$	3— 5 „	5,4	n/10 $NaNO_3$	2— 4 „	5,8
n/10 NH_4NO_3	11— 1 vorm.	6,0	n/10 $MgCl_2$	2— 4 „	5,6

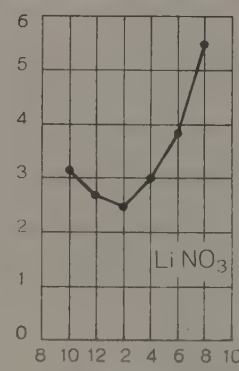
Nicht anders war das Ergebnis einiger Dauerbeobachtungen mit NH_4NO_3, $LiNO_3$ und Na_3PO_4. Auch hier der deutliche mehr oder



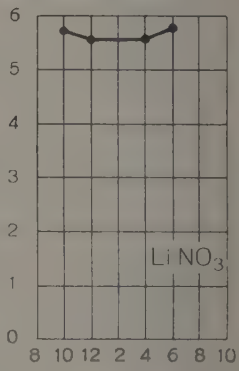
Kurve 4a.



Kurve 4b.



Kurve 4c.



Kurve 4d.

weniger ausgeprägte kurze Abfall mit nachfolgendem gewaltigen Anstieg der Atmung zu einer dauernden bedeutenden Höhe (Kurve 4 und 5).

Zusammenfassend können wir über das Kapitel „Atmung" bei Drosera cap. folgendes sagen:

1. Es hat sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen Temperaturverlauf und Atemverlauf herausgestellt, derart, daß mit steigender Temperatur auch die Atemintensität steigt und umgekehrt.

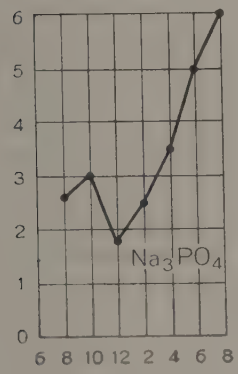
2. Der Verlauf der Lichtstärke hat auf den Atemverlauf als solchen keinen ersichtlichen Einfluß. Ob bei bedeutend größerer Lichtstärke die Atemkurve im ganzen höher liegt, will ich nicht entscheiden.

3. Versuche unter Lichtausschluß bei konstanter Temperatur zeigen, daß die Atemintensität unter Einwirkung gewisser Salzlösungen um das Doppelte gesteigert werden kann. Die Erscheinung des anfänglichen

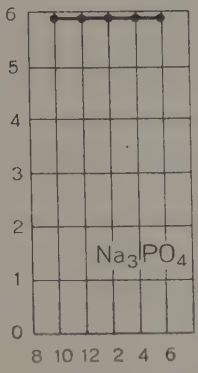
Abfalls der Atmung mit Salzlösungen wäre ein lohnendes Studium einer neuen Arbeit.

Alle diese Resultate sind auf Kurve 6 in einer graphischen Darstellung vereinigt.

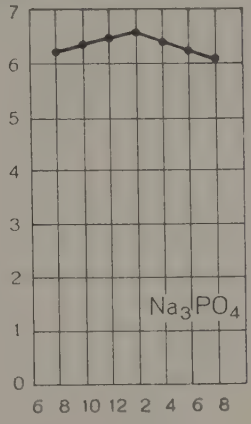
Bisher haben wir uns begnügt, dem vorliegenden Zwecke entsprechend, nur die relativen Atemgrößen miteinander zu vergleichen.



Kurve 5a.

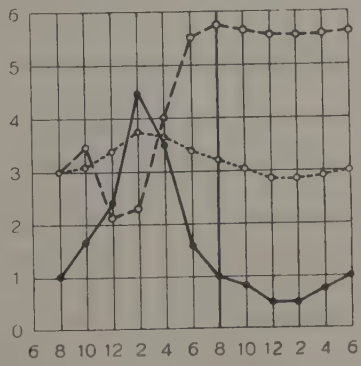


Kurve 5b.



Kurve 5c.

Jetzt wollen wir uns die beobachteten absoluten Werte ansehen. Als Bezugssystem für die CO_2-Mengen wählen wir das Frischgewicht der Blätter. Der Unterschied zwischen Frischgewicht und Trockengewicht beträgt annähernd das 10fache. Das Frischgewicht scheint mir allein brauchbar, wegen des außerordentlich hohen Stärkegehaltes der Blätter, den wir beim Trockengewicht nicht erfassen können, weil während des Trocknens fast alle Stärke schwindet. Die Unbrauchbarkeit des Trockengewichtes zeigte mir auch deutlich eine Berechnung, wo die ausgeschiedene CO_2-Menge während 24 Stunden größer war als das Trockengewicht der Blätter.



Kurve 6.

——— Atmung im Licht bei wechselnder Temperatur.
..... Atmung im Dunkeln bei konst. Temperatur.
- - - - - dgl. nach Salzlösung.

Das Frischgewicht von 10 Blättern betrug im Durchschnitt 0,6 g, diese Substanz produzierte im Laufe von 24 Stunden (vgl. Tabelle 59

und 60) 0,096 g CO_2. Bezogen auf 1 g Frischgewicht ergeben sich daraus $\frac{0{,}096 \cdot 10}{0{,}6} = 0{,}16$ g CO_2. Da ein Milligramm $CO_2 = 0{,}508^{cc}$ ist, so sind 0,16 g $CO_2 = 81{,}28^{cc}$.

Ein Literaturvergleich ist nicht ohne weiteres möglich, jedoch zeigen uns diese Zahlen, daß es sich bei Drosera um eine ganze bedeutende Atemintensität handelt, die zwischen diejenige keimender Samen und lebhaft atmender Bakterien einzureihen ist. Erinnern wir uns nun, daß abgeschnittene Blätter in feuchter Kammer bis zu 45 Tagen mit der Jodprobe Anwesenheit von Stärke zeigten, daß der Stärkegehalt der Blätter den ganzen Sommer hindurch dem Augenschein nach konstant gefunden wurde und außerdem Zucker zu Beginn der Versuche nur sehr wenig, gegen Ende gar nicht nachzuweisen war, so müssen wir uns sagen, daß weder Stärke noch Zucker für diese große Atemintensität allein das genügende Atemmaterial liefern können. Die weitere Steigerung dieser an und für sich schon so hohen Atmung durch Salzlösungen geht allerdings dann — daran kann nicht gezweifelt werden — auf Kosten der Stärke vor sich, entsprechend dem sichtbaren Stärkeschwund.

Den Befund einer steten Atmung auch im Lichte, glaube ich so erklären zu können, daß die Blätter von Drosera mit Assimilaten überreichlich versehen sind (wie das der hohen Atmung entsprechend gleichfalls anzunehmen ist), so daß abgeschnittene Blätter ihre Assimilation bald einstellen, da sie keine Möglichkeit der Ableitung dieser Stoffe und keinen Raum zum Speichern mehr haben, sie sich also bald „zu Tode assimilieren" würden. Diese Bedeutung widerspricht zwar etwas der kurzen Mitteilung Kostytschews, im übrigen glaube ich jedoch die Resultate damit in Einklang bringen zu können. Nach der Fütterung mit Insekten bekam Kostytschew eine erhebliche Steigerung der Assimilation. Auch Schmid hatte eine erhöhte Assimilation nach der Fütterung postuliert, wenn er schreibt: „Verdauung und Aufnahme von Insektennahrung bewirken eine sichtlich schnellere Verarbeitung der Stärke und somit mittelbar eine Erhöhung der Assimilationstätigkeit der Pflanze". Da bei meiner Versuchsordnung die Assimilation einmal durch CO_2-freie Luft fast völlig und zum anderen durch Verdunkelung vollkommen ausgeschaltet war, bekam ich also, im Gegensatz zur CO_2-Konsumtion nach der Fütterung bei Kostytschew, eine CO_2-Produktion bei Einwirkung der Salzlösungen.

VIII. Zur Theorie des Stoffwechsels von Drosera.

Wie schon früher mitgeteilt, sind die Blätter von Drosera cap. im Winter stärkefrei. Auffällig ist es, daß sie in dieser Jahreszeit offenbar mehr Chlorophyll als sonst führen; jedenfalls sind sie dunkler grün (vgl. hierzu auch Stålfelt). Wird im Winter Zucker statt Stärke gespeichert? Ich stellte 20 Zuckeruntersuchungen an, und zwar so, daß jedesmal 10 Blätter im Mörser zerrieben wurden, dieser Brei wurde mit Fehlingscher Lösung oder auch mit der α-Naphtholprobe nach Molisch geprüft. Die Zuckerreaktionen fielen jedoch ganz gering aus, und es war bestimmt nicht mehr Zucker in den Blättern als im Sommer auch. Diese Befunde, zusammen mit unseren anfangs gewonnenen Erfahrungen über äußerst große Resistenz der im Sommer vorhandenen Stärke, bei gleichfalls unbedeutendem Zuckergehalt, sowie der hohen Atemintensität, führen mich zu der Arbeitshypothese, daß Drosera entsprechend ihrer Lebens- und Ernährungsweise durch Insektenfang, auch in ihrem physiologischen Stoffwechsel mehr der tierischen Seite zuneigt und vielleicht in der Hauptsache vielmehr N-Verbindungen, also Eiweiße veratmen. Der Sinn der Kohlehydratspeicherung (Stärke) dürfte dann darin zu erblicken sein, daß die Stärke zur Herstellung hoher osmotischer Werte in den Zellen, wie sie wahrscheinlich zum Absondern des Drüsensaftes bei der Insektenverdauung und zum Krümmen der Tentakeln, sowie Einrollen der Blätter nötig sind, benutzt wird, die Stärke aber im allgemeinen als Atemmaterial keine Verwendung findet. Labile Eiweißverbindungen sind ja in einer Anzahl Insektivoren in sehr reichlichem Maße nachgewiesen. Erwähnt sei dazu die Arbeit von E. Janson „Über Aggregationserscheinungen", die auf diese labilen Eiweiße zurückzuführen sind. Sie stellte fest, daß labiler Eiweißstoff in allen Zellen des Blattgewebes anzutreffen ist. Ferner stütze ich mich ganz besonders auf die Arbeiten Loews, die eigentlich schon viel früher die Aufmerksamkeit auf die Eiweißverbindungen in ihrer Bedeutung für den Stoffwechsel der Pflanzen hätten richten sollen. Diese Frage und insbesondere die der labilen Eiweiße ist bisher noch zu wenig in den Bereich der Untersuchungen gezogen worden. Sicherlich werden die bestehenden Ansichten auf Grund der neueren Arbeiten russischer Forscher (Godlewski, Pryjanischnikow, Saposchnikow, Zalewski) wie auch der Untersuchungen von Mothes weitgehend revidiert werden müssen. Für die Insektivoren wird die Klärung ebenfalls nur durch quantitative mikro-chemische Analysen angebahnt werden können. Alle diese Befunde sprechen aber schon jetzt für meine Hypothese der „Eiweißatmung".

IX. Wasserstoffexponent und Stärkeabbau.

In neuerer Zeit wird immer mehr die Abhängigkeit der physiologischen Wirkung der Salzlösungen und Säuren von der jeweiligen H-Ionenkonzentration resp. OH-Ionenkonzentration erkannt. Es schien mir daher unerläßlich, den Wasserstoffexponenten (P_h) meiner verwendeten Lösungen zu bestimmen. Leider konnte ich das nicht auf elektrometrischem Wege tun, sondern es stand mir nur die Indikatorenmethode nach Sörrenson mit Puffergemischen zur Verfügung.

Die Ausführung der Methode entnahm ich den Werken Clarks „The determination of hydrogen ions" und Michaelis „Praktikum der physikalischen Chemie". Als Indikatoren wurde die Serie der Merckschen Indikatoren verwendet. Für die Pufferlösungen wurde

1. primäres Kaliumphosphat 1/15 mol.,
2. sekundäres Natriumphosphat 1/15 mol., beide Salze zu diesem Zwecke besonders von Merck zu beziehen,
3. HCl 1/10 norm.,
4. Zitratlösung (nach Michaelis) benutzt. Die Apparatur für die Pufferlösungen ließ ich mir besonders anfertigen. Für alle Glassachen wurde nur Jenaer Glas benutzt.

Obwohl sich die Indikatorenmethode einer allgemeinen Anerkennung erfreut, kann ich sie jedoch nach meinen Erfahrungen für vorliegende pflanzenphysiologische Untersuchungen nicht besonders empfehlen. Es ist bei den P_h-Werten mit einer Mindestfehlergrenze von 0,2 zu rechnen, die sich je nach der Farbennuance der einzelnen Indikatoren noch wesentlich erhöhen kann. Ferner fällt der individuelle Farbensinn des Beobachters zu sehr mit ins Gewicht. Ziehen wir hierzu noch in Betracht, worauf Iljin hinweist, daß nämlich minimale Verschiebungen der Wasserstoffzahl genügen, um bedeutende stomatäre Reaktionen zu veranlassen, die Pflanze also eine größere Empfindlichkeit als die üblichen Indikatoren zeigt, d. h. die Wasserstoffzahl im Vergleich mit der Pflanze unverhältnismäßig erhöht werden muß, damit der Indikator eine Änderung anzeigt, so sehen wir wohl ein, daß unter Umständen mit dieser Methode nicht viel zu erreichen ist. Ich beschränkte mich daher außer der P_h-Bestimmung meiner bisher verwendeten Lösungen nur auf einige wenige Versuche mit extremen P_h-Werten, als notwendige Kontrolle zu den früher dargestellten Untersuchungen über die Einwirkung der Salzlösungen auf den Stärkeabbau.

Im folgenden sind die verwendeten Salzlösungen mit ihren zugehörigen P_h-Werten aufgeführt:

Tabelle 63.

Salzlösung	Gehalt d. Salzl.	Indikator	P_h	Salzlösung	Gehalt d. Salzl.	Indikator	P_h
$NaNO_3$	n/5	M.R.	5,4	$CaCl_2$	n/5	M.R.	5,2
	n/10	M.R.	5,2		n/10	M.R	5,0
	n/25	B.P.B.	4,6		n/25	B.P.B.	4,6
	n/50	B.P.B.	4,4		n/50	B.P.B.	4,0
KNO_3	n/5	M.R.	5,7	$BaCl_2$	n/5	M.R.	5,8
	n/10	M.R.	5,5		n/10	M.R.	
	n/25	M.R.	5,2		n/25	M.R.	
	n/50	M.R.	4,8		n/50	M.R.	
$LiNO_3$	n/5	M.R.	5,2	$MgCl_3$	n/5	M.R.	4,8
	n/10	M.R.	:		n/10	B.P.B.	:
	n/25	M.R.	:		n/25	B.P.B.	:
	n/50	M.R.	4,5		n/50	M.R.	4,6
$Ca(NO_3)_2$ ..	n/5	B.C.P.	6,2	Na_3PO_4 ...	n/5	A.G.	12,0
	n/10	B.C.P.	6,0		n/10	A.G.	
	n/25	B.C.P.	5,8		n/25	A.G.	
	n/50	B.C.P.	5,6		n/50	A.G.	
$Ba(NO_3)_2$ ..	n/5	B.C.P.	6,0	$(NH_4)_3PO_4$.	n/5	P.R.	7,5
	n/10	B.C.P.	:		n/10	P.R.	
	n/25	M.R.	:		n/25	P.R.	
	n/50	M.R.	5,2		n/50	P.R.	
$Mg(NO_3)_2$ ..	n/5	M.R.	5,5	Na_2SO_4	n/5	M.R.	5,2
	n/10	M.R.	:		n/10	M.R.	5,0
	n/25	M.R.	:		n/25	M.R.	4,8
	n/50	M.R.	4,8		n/50	M.R.	4,6
$KClO_3$	n/5	M.R.	5,7	NH_4NO_3 ...	n/5	M.R.	5,5
	n/10	M.R.	:		n/10	M.R.	
	n/25	M.R.	:		n/25	M.R.	
	n/50	M.R.	5,5		n/50	M.R.	

Wenn ich bisher meine Untersuchungen mit den meisten Fermentstudien in guten Einklang bringen konnte, so tritt das in bezug auf den Wasserstoffexponenten nicht klar hervor. Es läßt sich bei einem Vergleich der P_h-Werte mit dem Einwirkungsgrade der betreffenden Salzlösungen auf den Stärkeschwund durchaus keine Gesetzmäßigkeit auffinden, wie sie zwischen P_h und Fermentwirkung in vitro beobachtet ist. Wenn auch die angewandte Methode, wie schon gesagt, an Exaktheit sehr zu wünschen übrig läßt, so hätte dennoch bei so extremen Werten wie P_h 12 gegenüber den niedrigen Zahlen ein Zusammenhang sichtbar werden müssen. Ich versuchte auch durch künstliche Erhöhung und Senkung des P_h meiner Lösungen zu einem greifbaren Resultat zu kommen und studierte die Wirkung von reiner Säure und Base zu diesem Zwecke.

Im folgenden sind einige Protokolle solcher Versuche unter Berücksichtigung der Temperatur wiedergegeben.

Tabelle 64.

Blätter in Petrischalen, Tropfen appliziert. Temp. 34—36° C im Dunkeln. Versuchsdauer 42 Std.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$LiNO_3$ erniedr. P_{h_2} . . .	Blätter geschädigt, braune Flecken, kein Abbau.			
$LiNO_3$ norm. P_h	4 4 3 4 3 1	4 2 2 4 2 2	2 1 1 2 2 1	3 2 1 2 1 0
$LiNO_3$ erhöht. P_{h_3}	Blätter geschädigt, braune Flecken, kein Abbau.			
KNO_3 erniedr. P_{h_2}	Blätter geschädigt, braune Flecken, kein Abbau.			
KNO_3 norm. P_h	4 4 4 4 4 3	4 3 3 4 3 0	4 3 2 3 3 1	4 4 2 4 3 0
KNO_3 erhöht. P_{h_3}	Blätter geschädigt, braune Flecken, kein Abbau.			
Aqua dest.	Kein Abbau.			

Tabelle 65.

Blätter in Petrischalen, Tropfen appliziert. Temp. 10° C im Dunkeln. Versuchsdauer 42 Std.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$MgCl_2$ erniedr. P_{h_2}	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$MgCl_2$ norm. P_h	Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.			
$Mg(NO_3)_2$ erniedr. P_{h_2} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Mg(NO_3)_2$ norm. P_h . . .	Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.			
$Mg(NO_3)_2$ erhöht. P_{h_2} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
Aqua dest.	Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.			

Tabelle 66.

Blätter in Petrischalen, Tropfen appliziert. Temp. 27° C im Dunkeln. Versuchsdauer 42 Std.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$MgCl_2$ erniedr. P_{h_2}	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$MgCl_2$ norm. P_h	4 2 1 4 2 1	4 3 2 4 3 0	3 2 1 3 2 1	3 2 1 2 1 0
$MgCl_2$ erhöht. P_{h_3}	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Mg(NO_3)_2$ erniedr. P_{h_2} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Mg(NO_3)_2$ norm. P_h . . .	4 2 2 2 2 1	3 3 1 3 3 0	2 2 1 2 2 1	2 1 0 2 1 0
$Mg(NO_3)_2$ erhöht. P_h . . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
Aqua dest.	Kein Abbau.			

Tabelle 67.

Blätter in Petrischalen, Tropfen appliziert. Temp. 10° C im Dunkeln. Versuchsdauer 42 Std.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$NaNO_3$ erniedr. P_{h_2} . . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$NaNO_3$ norm. P_h	Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.			
$NaNO_3$ erhöht. P_{h_3} . . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Ba(NO_3)_2$ erniedr. P_{h_2} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Ba(NO_3)_2$ norm. P_h . . .	Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.			
$Ba(NO_3)_2$ erhöht. P_{h_3} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			

Aqua dest. Blätter nicht geschädigt, kein Abbau.

Tabelle 68.

Blätter in Petrischalen, Tropfen appliziert. Temp. 27° C im Dunkeln. Versuchsdauer 42 Std.

Salzlösung	n/5	n/10	n/25	n/50
$NaNO_3$ erniedr. P_{h_2} . . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$NaNO_3$ norm. P_h	4 3 3 4 3 3	4 3 3 4 3 3	4 3 1 4 1 1	4 3 3 4 3 1
$NaNO_3$ erhöht. P_{h_3} . . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Ba(NO_3)_2$ erniedr. P_{h_2} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			
$Ba(NO_3)_2$ norm. P_h . . .	4 3 2 3 2 2	3 2 1 3 2 1	3 3 2 3 2 0	3 2 1 2 1 0
$Ba(NO_3)_2$ erhöht. P_{h_3} . .	Blätter geschädigt, kein Abbau.			

Aqua dest. Kein Abbau.

Aus den Tabellen 64—68 geht hervor, daß die extreme Veränderung des normalen P_h der Salzlösungen immer mit einer schweren Schädigung der Blätter verbunden ist und Stärkeabbau in allen Fällen verhindert wird. Die Vergleichsversuche mit normalen P_h passen sich in bezug auf die Temperatur den früher gewonnenen Erfahrungen an: Bei 10° C ist noch keine Einwirkung der Salzlösungen auf den Stärkegehalt der Blätter zu erzielen, jedoch wirken auch bei dieser niederen Temperatur Salzlösungen mit künstlich erniedrigtem oder erhöhtem P_h schwer schädigend auf die Blätter ein.

In den Tabellen 69—70 wurden HCl und KOH in ihrem Verhalten geprüft. Es wurden absichtlich ziemlich starke Lösungen gewählt, um eine eventuelle Widerstandsfähigkeit der Blätter Säuren und Basen gegenüber deutlich zu erkennen.

Tabelle 69.

Blätter in Petrischalen auf Lösungen. Temp. 20° C im Licht.

n/1 KOH P_h 12,1:

Momentaner intensiver Farbstoffaustritt aus den Tentakeln, der sich in der Lauge grün färbt, dann über Gelb braun wird. Tentakeln stark gereizt. Nach 10 bis 15 Minuten Blätter vollkommen dunkelbraun. Nach 20 Minuten Jodprobe, Stärke nicht abgebaut. Desgleichen nach 2 Tagen.

n/10 KOH P_h 12,1:

Nach 2 Minuten ähnlicher Farbstoffaustritt, jedoch weniger intensiv. Nach 25 Minuten Blätter noch normale grüne Farbe. Jodprobe keinen Abbau. Nach 2 Tagen Blätter dunkelbraun, kein Abbau.

n/20 KOH P_h 12,1:

Nach einigen Minuten ganz geringer Farbstoffaustritt. Nach 4½ Std. kein Stärkeabbau. Nach 2 Tagen Blätter dunkelbraun, kein Stärkeabbau.

n/40 KOH P_h 12,1:

Kein Farbstoffaustritt, Tentakeln jedoch gereizt. Nach 2 Tagen Blätter noch grün. Kein Stärkeabbau.

Tabelle 70.

Blätter in Petrischalen auf Lösungen. Temp. 20° C im Licht.

n/1 HCl P_h 1:

Nach 15 Minuten Farbstoffaustritt aus den Tentakeln, der sich mit der Säure intensiv rot färbt. Nach 1 Std. Blätter gelb, kein Stärkeabbau.

n/10 HCl P_h 1:

In der gleichen Zeit ähnlicher Farbstoffaustritt. Nach 3 Std. beginnendes Gilben der Blätter. Nach 6 Std. kein Stärkeabbau.

n/20 HCl P_h 1,4:

Nach einigen Stunden geringer Farbstoffaustritt. Nach 6 Std. Blätter noch gut erhalten, kein Stärkeabbau.

n/40 HCl P_h 1,6:

Nach 5 Std. ganz geringer Farbstoffaustritt, Blätter noch gut erhalten, kein Stärkeabbau.

Tabelle 71.

Blätter in Petrischalen auf Lösungen. Temp. 20—22° C im Licht.
Versuchsdauer 8 Std.

Aqua dest.	n/1 HCl $P_h < 1$	n/10 P_h 1	n/20 P_h 1,6
Kein Abbau . . .	Beginnende leichte Schädigung, verbunden mit geringem Abbau.	Beginnende leichte Schädigung, verbunden mit geringem Abbau.	Beginnende leichte Schädigung, verbunden mit geringem Abbau.

Tabelle 72.

Blätter in Petrischalen auf Lösungen. Temp. 20—22° C im Dunkeln. Versuchsdauer 24 Std.

Aqua dest.	n/1 HCl $P_h < 1$	n/10 P_h 1	n/20 P_h 1,6
Kein Abbau . . .	Blätter schwer geschädigt, zum Teil abgebaut.		

Zusammengefaßt ergibt sich also für das Kapitel P_h, daß die Blattstärke sowohl Säuren als auch Basen gegenüber ihre Resistenz bewahrt. Die Abbauerscheinungen, die bei Schädigung der Blätter eintreten, sind Begleiterscheinungen einsetzender Absterbeprozesse, haben also mit unserem bisherigen Stärkeabbau direkt nichts zu tun. Der Stärkeabbau durch Salzlösungen geht also hauptsächlich in den P_h-Bereichen schwach sauer, neutral und schwach alkalisch vor sich. Starke Veränderungen des normalen P_h der Lösungen bedingt immer Blattschädigung. Daß Na_3PO_4 trotz seines hohen P_h (12) genau wie die anderen Salze wirkt, ist nicht verständlich, jedoch scheint die Widerstandsfähigkeit gegen Alkalien sehr groß zu sein, wie auch Blätter zeigten, die 24 Stunden auf n/40 KOH gelegen hatten und trotzdem nach einigen Wochen noch Adventivsprosse bildeten.

X. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Ausgewachsene Blätter von Drosera capensis führen im Sommer normalerweise zu jeder Tageszeit auffällig viel Stärke, während sie im Winter stärkeleer sind.
2. Abgeschnittene Blätter, tagelang in wasserdampfgesättigter Atmosphäre gehalten, verlieren die Stärke weder im Licht noch im Dunkeln. Gelegentlich konnte selbst nach 45 tägigem Verdunkeln ein auffälliger Stärkeschwund nicht festgestellt werden.
3. Welken begünstigt den Stärkeschwund. In diesem Falle ist nach 1—2 Tagen bloß noch ganz wenig Stärke nachzuweisen.
4. Alle in Kap. III, 4 aufgeführten Salze bewirken in Lösungen von n/5—n/50 Stärkeschwund.
   Reihenfolge des Wirkungsgrades der Anionen auf den Stärkeschwund: $NO_3 > PO_4 > Cl > SO_4$.
5. Abhängigkeit des Stärkeschwundes von der Temperatur (bei gleichzeitiger Anwesenheit von Salzlösungen):
   0—10° kein,
   12—16° soeben bemerkbar,
   16—18° merklicher,

18—36° vorzüglicher Stärkeschwund,
36—38° maximal erträgliche Temperatur, beginnende Schädigung,
38—50° schwere Schädigung der Blätter.

6. Von etwa 17—18° aufwärts nimmt die Intensität der Einwirkung der Salzlösungen zugleich mit der Einwirkungszeit zu.
7. Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration ergibt beste Einwirkung der Salzlösungen im Gebiete von schwach sauer bis schwach alkalisch.
8. Stärkebildung aus Zucker wird durch Salze verhindert bzw. stark gehemmt.
9. In mechanisch zerstörten Blättern (Blattbrei) bewirken Salzlösungen in ganz geringem Maße ebenfalls Abbau der Stärke.
10. Salzlösungen erhöhen die CO_2-Atmung abgeschnittener Blätter.

Wegen der theoretischen Folgerungen wird auf Kapitel VIII verwiesen.

Die Arbeit wurde 1926/27 im Botanischen Institut der Universität Halle ausgeführt.

Als vornehmste Pflicht betrachte ich es, Herrn Prof. Dr. Karsten auch hier für sein stets freundliches Eingehen auf meine Wünsche zu danken. Herrn Privatdozent Dr. Schmid danke ich für die Anregung der Arbeit, als auch für vielfache freundliche Unterweisung. Auch von Seiten des zweiten Assistenten, Herrn Dr. Mothes, wurde mir manch dankbarer Hinweis. Für jederzeit freundliche Bereitwilligkeit danke ich Herrn Garteninspektor Oertel.

Literaturverzeichnis.

1. Arends, Einfluß chemischer Agentien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Stomata. Planta I, 1926, S. 84.
2. Bernhauer, Stärkeabwanderung aus dem Laubblatt. Beiheft Bot. Zentralbl. I. Abt., 41, 1925, S. 83.
3. Besserich, Untersuchungen über die Endospermentleerung von Zea. Jahrb. f. wiss. Botan. 63, 1924, S. 231.
4. Beutner, Über die Entstehung elektrischer Ströme im lebenden Gewebe. Stuttgart 1920.
5. Biedermann, Fermentforschung Bd. 4, 1921.
6. Clark, The determination of hydrogen ions. Baltimore 1925.
7. Czapek, Biochemie der Pflanze. I. Bd. Jena 1921.
8. Dahm, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Endospermentleerung bei Zea von verschiedenen Salzen. Jahrb. f. wiss. Botan. 63, 1924, S. 273.

9. Darwin, Insektenfressende Pflanzen. Stuttgart 1876.
10. Detmer, Pflanzenphysiologisches Praktikum. 2. Aufl. Jena 1912.
11. Embden, Über die Bedeutung der Ionen. Zeitschr. Die Naturwissenschaften 1923.
12. Euler, Spezielle Chemie der Enzyme. I. Teil. München 1923.
13. Fitting, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Botan. 56, 1915, S. 1.
14. Fuhrmann, Bakterienenzyme. Jena 1907.
15. Grünfeld, Entleerung usw. isolierter Endosperme. Beiheft Botan. Zentralbl. I, 43, 1926.
16. Horn, Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate. Diss. Ausz. Kiel 1922.
17. Höber, Physikalische Chemie der Zelle. 5. Aufl. Leipzig 1922/24.
18. Iljin, I. Regulation der Spaltöffnungen. Beih. z. Botan. Zentralbl. I. Abt., 32, 1925.
19. —, II. Wirkung hochkonzentrierter Lösungen auf Stärkebildung in Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Botan. 61, 1922, S. 698.
20. —, III. Wirkung der Kationen auf Zerfall und Bildung von Stärke. Biochem. Zeitschr. 1922.
21. Janson, Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von Drosera. Beihefte Botan. Zentralbl. I. Abt., 37, 1920, S. 154.
22. Kostytschew, I. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. I. Bd. Berlin 1926.
23. —, II. Pflanzenatmung. Berlin 1924.
24. —, III. Einwirkung der Gärungsprodukte und Phosphate auf die Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Botan. 50, 1912, S. 157.
25. —, IV. Photosynthese der Insektivoren. Ber. d. deutsch. Botan. Ges. 41, 1923, S. 277.
26. Kosinski, Atmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung chemischer Reize bei Aspergillus niger. Jahrb. f. wiss. Botan. 37, 1902, S. 137.
27. Laquer, Physiologische Bedeutung der Phosphorsäure. Zeitschr. Die Naturwissenschaften 1923.
28. Lode, Beiträge zur Kenntnis der Wanderung und Anhäufung der Produkte der CO_2-Assimilation im Laubblatt. Botan. Arch., 8. Bd., 1924, S. 449.
29. Loew, Über die Wirkung von Strontiumsalzen auf Algen. Flora 102, 1911, S. 96.
30. Loew und Borkony, Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen. Flora 102, 1911, S. 113.
31. Loew, Über labile Reserve-Eiweißformen. Beihefte Botan. Zentralbl. I. Abt., 41, 1915, S. 179.
32. Lundegårdh, Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke. Jahrb. f. wiss. Botan. 53, S. 421.
33. Markgraf, Praktikum der Vegetationskunde. Berlin 1926.
34. Michaelis, Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1922.
35. Mevius, Zur Chemonastie von Drosera rotundifolia. Biochem. Zeitschr. 148, 5/6, 1924.
36. Molisch, I. Mikrochemie der Pflanze. Jena 1921.
37. —, II. Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. d. deutsch. Botan. Ges. 39, 1921, S. 339.
38. Mothes, Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. Planta, I. Bd., 1926, S. 472.

39. Nathanson, Regulation der Stoffaufnahme. Jahrb. f. wiss. Botan. 40, S. 403.
40. Nicolic, Physiologie der Spaltöffnungen. Beih. z. Botan. Zentralbl. I, 41, 1925, S. 309.
41. Oppenheimer, Die Fermente und ihre Wirkung. III. Aufl. Leipzig 1910.
42. Palladin, Wirkung von Giften auf die Atmung. Jahrb. f. wiss. Botan. 47, S. 431.
43. Pantanelli, Über Ionenaufnahme. Jahrb. f. wiss. Botan. 56, 1915, S. 689.
44. Pringsheim, Über Stärkewanderung und Wanderstärke. Zeitschr. Die Naturwissenschaften 1926.
45. Roubal, L'influence des cations sur l'amidon dans les racines. Plant. phys. Lab. of Prague 1925.
46. Ruhland, Zur Frage der Ionenpermeabilität. Zeitschr. f. Bot., I. Bd., 1909, S. 747.
47. Ruschmann, Zur Ökologie von Pinguikula und Drosera. Diss. Jena 1914.
48. Rywosch, Über Stoffwanderung und Diffusionsströme in Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., I. Bd., 1909, S. 571.
49. Samec, Kolloidchemisches Beiheft 6, 23, 1914.
50. Schimper, Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in dem Laubblatt. Botan. Zeitung 43, 1885, S. 737, 753, 769.
51. Schmetz, Einfluß einiger Außenfaktoren auf den Stärkeabbau. Botan. Arch. 10, 1925, S. 16.
52. Schmid, Zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Flora 104, 1912, S. 335.
53. Smirnow, Zur Frage über die Rolle der Aschenbestandteile in den Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 149, 150.
54. Spoehr, Studies in plant respiration and photosynthese. Carnegie Instit. Publicat. 325, 1923.
55. Stålfelt, Periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt wintergrüner Pflanzen. Planta, IV. Bd., 1/2, 1927, S. 201.
56. Steinberger, Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen. Biolog. Zentralbl. 42, 1922, S. 405.
57. Stern, Elektrophysiologie der Pflanze. Berlin 1924.
58. Stocker, Flora 1927.
59. Takane, Vermeintliche Hydrolyse der Stärke durch Salze. Biochem. Zeitschr. 175.
60. Tollenaar, Kohlehydratstoffwechsel im Laubblatt. v. Nicot. tabac.
61. Tröndle, Einfluß der Verwundung auf die Permeabilität. Beihefte z. Botan. Zentralbl. II, 38, 1921, S. 353.
62. Ungerer, Die Regulation der Pflanzen. Berlin 1926.
63. Weber, Enzymatische Regulation der Spaltöffnungen. Zeitschr. Die Naturwissenschaften 1923.
64. Willstätter, Über neue Methoden der Enzymforschung. Zeitschr. Die Naturwissenschaften 1926.
65. Weißflog, Reservestoffbehälter keimender Samen. Botan. Arch., V. Bd., 1924.
66. Winkler, Jahrb. f. wiss. Botan. 32, 1898, S. 525.
67. Wortmann, Diastatische Enzyme in den Pflanzen. Botan. Zeitung 1890, S. 581, 597.
68. Zwikker, Rec. trav. bot. néerl., Bd. 18, 1921; s. Noack, Zeitschr. f. Botan. 14, 1922, S. 608.

Über Verlauf und Entstehung der Milchröhren des Hanfes (Cannabis sativa).

Von **Arnold Zander.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Von den Milchröhren des Hanfes war bisher sehr wenig bekannt. Sie scheinen als ausgeprägte, sehr lange Röhren der Beobachtung entgangen zu sein. Auf den Vorschlag des Herrn Prof. Miehe habe ich es unternommen, den Verlauf und die Entstehung der Röhren näher zu verfolgen. Zum Vergleich habe ich da, wo es mir zweckmäßig erschien, das andere Genus der Cannabinaceen, den Hopfen, herangezogen.

Der erste, der die Existenz der Milchröhren des Hanfes angedeutet hat, ist Cramer (5: 1881, S. 23, 24) gewesen. Bei der Frage der „Prüfung und Vergleichung der den Hanf- resp. Flachsbast begleitenden Nebenbestandteile" an frischen Pflanzen sagt er: „Zwischen den Bastzellen, sowie namentlich unmittelbar innerhalb des Bastes finden sich beim Hanf zahlreiche, langgestreckte, meist tangential verbreiterte Zellen, angefüllt mit einem intensiv rotbraunen Inhalt, welcher bald zusammenhängende, bandförmige Massen darstellt, bald in viereckige Stücke zerklüftet erscheint, unlöslich ist in kochendem Kali, kaltem Alkohol, Äther, Terpentinöl, Benzin, ferner konzentrierter Schwefelsäure, rauchender Salzsäure anhaltend widersteht, durch die Schulzsche Mazerationsflüssigkeit aber entfärbt wird. Diese bis dahin unbekannten roten Zellen des Hanfes (man vermag dieselben schon mit Hilfe einer sehr guten Lupe zu erkennen) gehen dem Flachs total ab." Und bei der „vergleichenden Prüfung präparierter und verarbeiteter Hanf- und Flachsfasern" äußert er sich folgendermaßen: „Die rotbraunen Zellen zwischen den Bastfasern des Hanfes finden sich in allen Proben noch nicht versponnenen Hanfes so häufig, daß man sehr kleine Mengen von bloß $^1/_2$—1 cm Länge mit größter Sicherheit daran zu erkennen vermag."

Ähnlich drückt sich Höhnel (14: 1905, S. 51) aus bei der Besprechung der Bastfaser des Hanfes zum Unterschiede von der des

Flachses: „Ferner finden sich zwischen den Fasern sowie innerhalb des Bastes zahlreiche, langgestreckte Zellen mit auffallendem, rotbraunem Inhalte, der in den gewöhnlichen Lösungsmitteln unlöslich ist (so in Kalilauge, Alkohol, Äther, Benzin, Schwefelsäure usw.). Auch diese Farbstoff- (Gerbstoff-?) Zellen fehlen dem Flachs."

In der umfangreichen anatomischen Monographie des Hanfes von Briosi und Tognini (3: 1894) werden die Milchröhren als „tubi tanniferi" bezeichnet. In dem Längsverlauf scheinen die Verfasser die Röhren nicht näher untersucht zu haben, sondern sie prüften Querschnitte von Pflanzen, indem sie an der Wurzelspitze begannen und an der Sproßspitze aufhörten, auf ihren Tanningehalt. Daß sie dabei wahrscheinlich einem Irrtum unterlegen sind, werden wir später sehen bei der Betrachtung der Inhaltsstoffe.

Van Tieghem (24: 1891, S. 1544) gibt bei den Cannabinaceen an, daß sie keine Milchsäfte besitzen, „pas de latex", ebenso Warming (28: 1902, S. 263).

Ein kurzer Hinweis findet sich bei Hager (11: 1903, S. 591). Bei Besprechung der Droge von Cann. sat. var. indica sagt er: „Im Siebteil liegen Milchsaftschläuche mit braunem Inhalt."

Auch nach Wettstein (29: 1924, S. 508) sind die Cannabinaceen ohne Milchsäfte, obwohl in der Fußnote 2 auf derselben Seite Lermer und Holzner (15) angeführt werden, die in der Zeitschrift für das gesamte Brauwesen den Hopfen beschrieben. Und gerade diesen beiden verdanken wir die Kenntnis von der Existenz der Milchsaftgefäße des Hopfens. Im Jahrgang 1893 der genannten Zeitschrift wird zum ersten Male von den Milchsaftgefäßen des Hopfens gesprochen. Wettstein hat also wohl diese Angaben Lermers und Holzners übersehen, während Solereder (23: 1899) schon auf die beiden genannten Bezug nimmt und von Milchröhren des Hopfens spricht.

Engler (9: 1894, S. 67, 97) erwähnt das Gummiharz der Hanfpflanze, deutet damit aber wohl nur auf das Sekret der Drüsenhaare hin, obwohl er bei der allgemeinen Behandlung der Moraceen sagt: „Die Moraceen zeigen mehrfache Übereinstimmung mit den Ulmaceen, sind jedoch von diesen durch die namentlich in der sekundären Rinde oder dem Phloem auftretenden, langen und geschmeidigen Milchsaftschläuche verschieden, welche in ihrem Milchsaft konzentrisch geschichtete, klebrige Körner enthalten." Und hierauf ist es nach Solereder (23: 1899, S. 865) zurückzuführen, daß Chauveaud (4: 1891) sie auch bei den Cannabinaceen annimmt: „Die Angabe von Chauveaud, daß Milchröhren bei Cannabis vorkommen, beruht darauf, daß Engler dieselben für seine

Moraceen (einschließlich der Cannabineen) ganz allgemein hervorhebt. Im Embryo von Cannabis fehlen die Milchröhren nach Chauveaud." An der betreffenden Stelle heißt es bei Chauveaud (4: 1891, S. 119): „Ces tubes laticiféres n'existent pas dans toutes les espèces de la famille des Urticacées. Nous les avons constatés dans l'embryon de diverses espèces appartenant à la tribu des Morées et à celle des Artocarpées, mais nous n'en avons trouvé aucune trace dans celui des Urticées où on les signale d'ordinaire dans la plante adulte (Urtica dioica), et dans les Cannabinées (Cannabis sativa) où ils sont indiquées par M. Engler."

Solereder (23: 1899, S. 865) sagt bei Besprechung der Cannabinaceen: „Ungegliederte Milchsaftröhren sind nur bei Humulus beobachtet. Die Milchsaftröhren finden sich bei Humulus im parenchymatischen Perizykel nach innen von den primären Hartbastfasern. Bemerkenswert ist, daß dieselben nach Holzner im Embryo noch nicht vorhanden zu sein scheinen." Zu diesem Schlusse kommt Solereder wohl, weil Holzner bei Beschreibung des Hopfensamens nichts über Initialzellen berichtet. „Ob bei Cannabis die Milchsaftröhren vorkommen oder, wie es scheint, tatsächlich fehlen, ist noch genauer zu prüfen." Und in seinem Ergänzungsbande, 9 Jahre später, nimmt Solereder (23: 1908, Erg.-B. S. 296) auf Tschirch (25) Bezug und sagt: „Die ungegliederten Milchsaftröhren sollen auch bei Cannabis auftreten. Wenigstens spricht Tschirch die weiterlumigen, sekretorischen, in der Droge mit gebräuntem Inhalt versehenen röhrenförmigen Elemente der sekundären Rinde, welche sich auch in dem Weichbast der Blattnerven beobachten lassen, als ungegliederte Milchröhren an. Beim Hopfen ist der Milchsaft nach Molisch gerbstoffreich; er enthält außerdem kugelige oder bikonvexe, farblose Körner, die an die Proteinkörper von Cecropia oder Brosimum erinnern." Tschirch (25: 1900, S. 56, 57) ist also der erste, der diese röhrenförmigen Gebilde des Hanfes als Milchröhren bezeichnet. Er sagt bei Besprechung der Infloreszenzachsen, die auch zur Herstellung der Droge dienen: „In der sekundären Rinde (und zwischen den Bastfasergruppen) finden sich viele Milchröhren vom Charakter der ungegliederten, man erkennt sie leicht an dem bei der Droge stets gebräunten Inhalt. Diese Milchröhren treten auch in die Gefäßbündel der Deck- und Vorblätter der Blüten ein." Und ebenfalls im Pulver, das aus den gemahlenen Infloreszenzen besteht, befinden sie sich „sowohl in den Fragmenten der Rinde der Infloreszenzachsen als in den Nerven der Blattorgane."

Die Milchröhren des Hopfens haben Holzner und Lermer schon als solche erkannt und beschrieben. Eingehender als diese beiden hat sich Braungart (2: 1901, S. 191) mit dem Hopfen befaßt. Er sagt

bei Schilderung des Blütenstandes: „In allen Achsenteilen, also auch in den Fruchtstielen und Spindeln der Zapfen wie in den Hochblättern, sind zahlreiche Gerbstoffzellen und Milchröhren enthalten. Der trockene Milchsaft ist verharzt. Der Unterschied des Harzes, das in den Milchröhren der Spindeln und Hochblätter enthalten ist, von dem Harze in den Lupulinkörnern ist nach Dr. Solereder und Dr. Holzner niemals untersucht worden." An anderer Stelle behandelt Braungart (2: 1901, S. 234, 5) die Milchröhren unter interzellularen Sekretgängen, wurde dann aber von Solereder, der wahrscheinlich wieder seine Kenntnis von Holzner hat, darauf hingewiesen, daß es „zwar wie interzellulare Sekretgänge aussähe, aber es seien ungegliederte Milchsaftgänge mit sehr mannigfaltigem, noch sehr wenig sicher bekanntem Inhalt, an welchem Harze, Eiweißstoffe, vielleicht auch Gerbstoffe usw. beteiligt seien." So ganz unrecht hat Braungart nicht, wenn er von interzellularen Sekretgängen des Hopfens spricht. Man kann nämlich, hauptsächlich im Mark, auf Längs- und Querschnitten Interzellularen beobachten, die mit einem Inhalt erfüllt sind, der dieselbe Farbe besitzt wie der der Milchröhren.

Bei der Frage nach der Bedeutung des Milchsaftes als Kalkspeicher sagt Onken (17: 1922, S. 296): „Der Milchsaft kommt als Kalkspeicher bei den Moraceen gar nicht, bei den untersuchten Cannabinaceen nur in untergeordnetem Maße in Frage", und etwas weiter unten: „Bei dieser Gelegenheit sei daran erinnert, daß das Vorkommen echter ungegliederter Milchröhren für Cannabis noch nicht unbedingt sichergestellt zu sein scheint. Wir schließen uns allerdings der Meinung von Tschirch (44) an, nach der die weitlumigen, vornehmlich im Siebteil auftretenden Sekretbehälter als solche anzusprechen sind. Es sei aber darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu Humulus im Embryo von Cannabis nach Chauveauds Untersuchungen die Milchröhren fehlen (45)." „Im Gegensatz zu Humulus" fügt Onken hinzu. Meines Wissens ist aber noch nicht untersucht und eindeutig ausgesprochen worden, daß der Embryo vom Humulus Milchröhren besitzt. Diese Bemerkung Onkens rührt wohl daher, daß Chauveaud hinter Cannabinées (s. S. 4) Cannabis sativa setzt, und Onken schließt daraus, daß Chauveaud sie bei Humulus, aber nicht bei Cannabis gefunden hat.

Untersuchungsmethoden.

Für meine Untersuchungen zog ich, solange es angängig war, im Sommer und Herbst grünes Material heran. Im Winter zog ich Keim-

pflanzen in Töpfen mit Gartenerde oder Sägemehl und bediente mich in Alkohol konservierten und auch Trockenmaterials. Läßt man nämlich einen Hanfstengel lufttrocken werden und entfernt vorsichtig die obere Rinde, so sieht man schon mit bloßem Auge feine, dunkle Striche, die sich bei näherer Betrachtung als die Milchröhren herausstellen. Man kann auf diese Art und Weise Stücke bis zu 3 cm entnehmen. Es ist dies ein sehr probates Mittel, um schnell eine Röhre zur Hand zu haben, wenn man ihrer bedarf. Soweit es möglich war, stellte ich Frei-Handschnitte her, Quer- und Längsschnitte, letztere in tangentialer und radialer Richtung. Die Tangentialschnitte sind bei der Untersuchung der Milchröhren vorzuziehen. Diejenigen, die mir von Bedeutung erschienen, schloß ich in Glyzerin-Gelatine ein. Für die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, hauptsächlich für den Vegetationspunkt der Wurzel und des Sprosses, bediente ich mich des Mikrotoms. Ich fixierte in absolutem Alkohol, in Carnoyschem Gemisch (drei Teile Eisessig und ein Teil Alkohol) und in Bonner Mischung (Chrom-Osmium-Essigsäure) und färbte anschließend nach Entschwärzung durch H_2O_2 mit Eisenhämatoxylin und mit der Flemmingschen Dreifachfärbung, Safranin-Gentianaviolett-Orange. Namentlich die letzte Färbmethode nach vorangehender Fixierung in der Bonner Mischung habe ich bei meinen Untersuchungen als die beste befunden. Mit dem Mikrotom stellte ich Schnitte in Dicke von 5—20 μ her. Was Reagenzien anbelangt, habe ich mich hauptsächlich nach Molischs (16) Buch „Mikrochemie der Pflanze" gerichtet. Bei Reagenzien, die feuergefährlich sind und die ich in der Wärme oder siedend anwendete wie Benzin oder Schwefelkohlenstoff, ging ich folgendermaßen vor: ich entwässerte die Objekte in den verschiedenen Alkoholstufen, füllte ein Glasröhrchen mit dem betreffenden Reagens und stellte es mit dem Objekt in den Thermostaten, nachdem ich diesen auf die gewünschte Temperatur eingestellt hatte. Bei längerer Einwirkung füllte ich von Zeit zu Zeit das Reagens nach und ließ dabei den Sicherheitshebel des Brenners herunter, so daß die Flamme erlosch und eine Explosionsgefahr vermieden wurde. Hinterher entzündete ich sofort die Flamme wieder, so daß in den wenigen Sekunden die Temperatur nicht sehr gefallen war. Oder ich versah ein Reagenzglas, das die betreffende Flüssigkeit enthielt, mit einem durchbohrten Korken, durch den ein langes, schmales Glasrohr herausragte, und hielt es in ein Gefäß mit siedendem Wasser.

Um den Verlauf der Röhren und womöglich ihre Länge in Erfahrung zu bringen, bediente ich mich verschiedener Mazerationsmethoden. Dünne Schnitte werden durch wiederholte Anwendung von Perhydrol und Kali-

lauge mazeriert, man kann so eine Röhre vollkommen isolieren. Auch $^1/_2$—1 stündiges Kochen in 3%iger Kalilauge genügt bereits.

Wenig geeignet ist niedrigprozentiges Ammoniak und auch höherprozentiges bei gewöhnlicher Temperatur. Dagegen lassen sich Gewebe, die mit 25%igem Ammoniak bei ca. 40° behandelt sind, verhältnismäßig leicht mit Nadeln trennen.

Sehr gut ist auch A. Fischers (10: S. XCIII) Verfahren. Hierbei wird gleichzeitig die Stärke erhalten. Man legt den Schnitt auf einen Objektträger in eine Lösung von Jod in Glyzerin und bedeckt mit dem Deckglase. Darauf setzt man von der Seite einen Tropfen Schwefelsäure zu und erhitzt kurze Zeit. Durch leichten Druck auf das Deckglas wird schon eine vollständige Mazeration erzielt.

Um Milchröhren zu isolieren, zog ich auch die chemischen Methoden heran, die in der Praxis zur Gewinnung der Hanffaser verwendet werden. Gewöhnlich behandelt man bei der chemischen Röste mit schwachen Alkalien. Ich legte Hanfstengelstücke in eine $^1/_2$—2%ige Natrium-Bikarbonat-Lösung und habe damit die besten Erfahrungen gemacht. Es genügt auch Wasser allein, das man offen stehen läßt, damit Bakterien hinzutreten können. Dieses Verfahren nimmt erheblich mehr Zeit in Anspruch, ca. 4 Wochen. Beide Verfahren werden beschleunigt, wenn man eine Temperatur von 25—35° einwirken läßt. Wendet man eine Natrium-Bikarbonat-Lösung an, so genügen 4—5 Tage. Auf diesem Wege gelang es mir, Röhren von 30—40, ja sogar bis über 50 mm freizulegen. Teilweise war der Inhalt, vermutlich durch die Mitwirkung der Bakterien, herausgelöst.

Um den Verlauf der Röhren im Blatt verfolgen zu können, bediente ich mich neben Längs- und Querschnitten folgender Methode: ich entfärbte die Blätter durch Alkohol möglichst weitgehend, legte sie dann einige Zeit in Chloralhydrat und brachte sie auf den Objektträger mit der Unterseite nach oben und beobachtete dann bei schwacher Vergrößerung. Bei dicken Blättern läßt sich eine starke Vergrößerung kaum anwenden. Durch ihren braunen, resp. gelben Inhalt heben sich die Röhren stark von dem übrigen Gewebe ab und sind sehr gut auf lange Strecken hin zu verfolgen. Die zahlreichen Haare des Hanfblattes werden teilweise entfernt, wenn man mit einer Nadel gegen den Strich über das Blatt streicht.

Vorkommen und Aussehen der Röhren.

Die Milchröhren des Hanfes gehören zu den ungegliederten und zwar zu einem besonderen, bisher nicht unterschiedenen Typus. Sie sind nämlich unverzweigt. Dieser Umstand ist entwicklungsgeschichtlich von

besonderer Bedeutung, wie wir sehen werden. Sie erreichen eine außerordentliche Länge und scheinen ein Bestandteil des Phloems zu sein, an dessen äußerem Rande sie vornehmlich anzutreffen sind. Es handelt sich also um Milchzellen, nicht um Milchsaftgefäße. Das Lumen der Röhren ist gewöhnlich größer als das der Nachbarzellen.

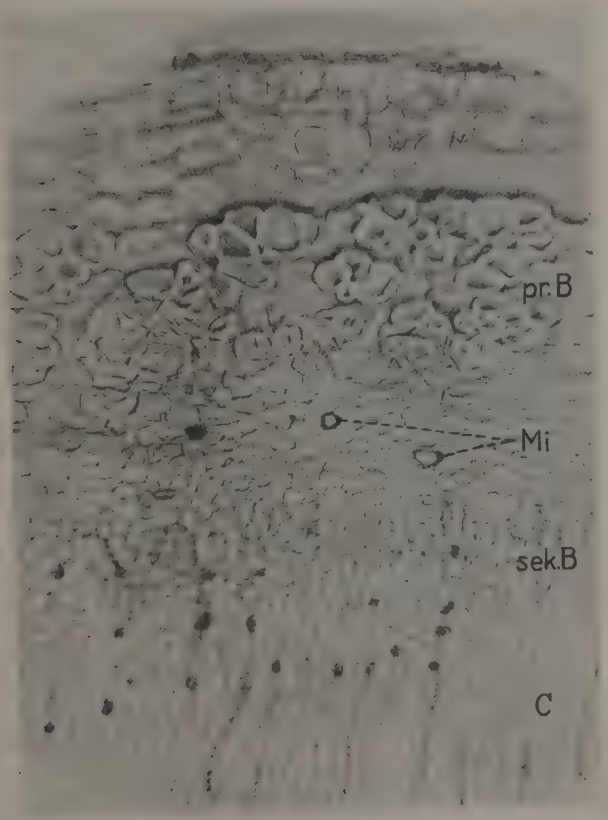


Fig. 1. Querschnitt durch einen älteren Stengel. *pr. B.* primäre Bastfasern, *Mi* Milchröhren, *sek. B.* sekundäre Bastfasern, *C* Kambium. Vergr. 110.

Auf Querschnitten durch den basalen Stengelteil einer ausgewachsenen Pflanze (Fig. 1) sehen wir die Epidermis, Rindenparenchym, primäre Bastfasern, wieder Parenchym, sekundäre Bastfasern und die in Funktion befindlichen Siebröhren (sehr deutlich zu erkennen an den Siebplatten), Kambium, Holz und Mark. Die Markstrahlen reichen bis in das Parenchym zwischen den beiden Bastfaserkomplexen hinein. Die primären Bastfasern

sind dickwandig und groß, die sekundären teilweise nur halb so stark. Letztere lassen eine deutliche radiale Schichtung erkennen, während die Zellen der primären Rinde beinahe tangential orientiert sind, wahrscheinlich durch das Dickenwachstum. Die Milchröhren nun liegen nur in der Region zwischen den beiden Bastfaserringen und zwar in geringer Anzahl, je nach der Stärke der Pflanze ca. 40—60. Der Inhalt füllt im Alkoholmaterial entweder das ganze Lumen aus oder er ist am Rande kontrahiert, auf dem Querschnitt teils rundlich, teils länglich gestreckt, so daß man auf den ersten Blick annehmen könnte, es handelte sich um zwei Zellen.

Fig. 2. Tangentialschnitt durch die Rinde eines dicken Stengels mit einer Milchröhre. Vergr. 135.

Weiter oben im Stengel begegnet man mehr Röhren, auch Gefäße sind häufig mit braunem Inhalt erfüllt. Hier haben wir Unterschiede im Lumen der Röhren. Diejenigen, die weiter nach innen liegen, dem Kambium zu, sind erheblich größer, die englumigen liegen weiter nach außen und sind in größerer Zahl vorhanden.

Überreich ist das Rindenparenchym und das Mark des Hanfes an morgensternförmigen Kristalldrusen von oxalsaurem Kalzium. Ja in den Zellen dicht am Kambium, die noch tafelförmig gestaltet sind, kann man sie schon in geringer Größe beobachten.

Auf Querschnitten durch junges, grünes Material sieht man die Röhren schwer und undeutlich beim Hanf. Vielleicht sind sie dadurch häufig übersehen worden.

Stellt man einen Tangentialschnitt durch die Rinde her (Fig. 2), so sieht man Stücke von braunen Röhren. Die Wände verlaufen nicht parallel, sondern sind eingebogen auf beiden Seiten. In ihrer Gesamtrichtung verlaufen sie parallel zur Sproßachse, biegen in die Blätter- und Achselsprosse ein und finden sich überall dort, wo noch Phloem

vorhanden ist. Vorweg bemerken möchte ich, daß ich mit Ausdrücken wie einbiegen, umbiegen, eintreten und dergleichen mich nur topographisch ausdrücken will. Diese Ausdrücke deuten keineswegs auf Wachstum oder Wachstumsbewegungen der Röhren hin. Sie sind stark geschlängelt, auf dünnen Schnitten sieht man nur Bruchstücke. Man muß schon zu dickeren Schnitten seine Zuflucht nehmen, um sie über den ganzen Schnitt verlaufend zu erhalten. Ihre Farbe ist dunkelgelb-braun-dunkelrotbraun, beim grünen Material ins Violette schimmernd. Im Alkoholmaterial finden sich jähe Übergänge vom dunklen Braun zum hellen

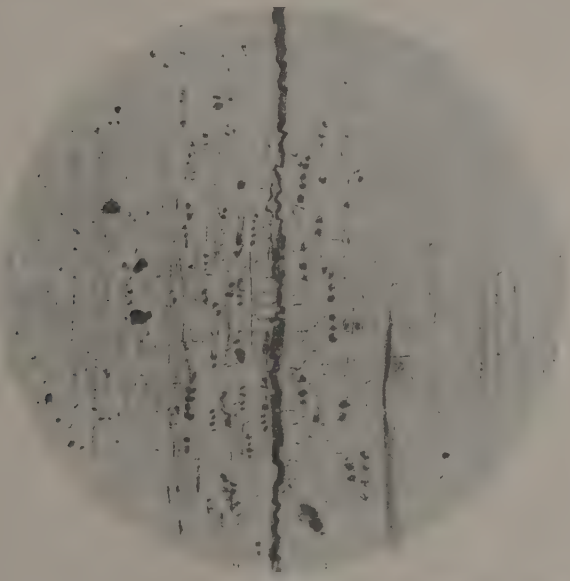


Fig. 3. Tangentialschnitt durch die Rinde des Stengels. Vergr. 70.

Gelb, ein Zeichen der verschiedenen Dichtigkeit des Inhalts oder der in ihm enthaltenen Farbstoffe.

Häufig ist der Inhalt korkzieherartig oder spiralig zusammengezogen (Fig. 3). Manchmal könnte man glauben, die Röhren hätten Querwände, in Wirklichkeit ist es nur eine Unterbrechung des Inhalts, da die Rißlinie sich beinahe plastisch abhebt.

Die Röhren finden sich in allen Teilen der Pflanze mit Ausnahme der Wurzeln, Keimblätter und des größten Teiles des Hypokotyls. Hier sind sie nur in der obersten Region anzutreffen, und ihr Verlauf ist hier ein völlig anderer. Sie sind sehr

stark geschlängelt und bewegen sich nicht nur in vertikaler, sondern auch horizontaler Richtung, so daß man auf Querschnitten längere Stücke sieht. Teilweise kreuzen sie sich. Im unteren Teile des Hypokotyls finden sie sich nicht mehr. Auf Längsschnitten kann man beobachten, daß sie häufig im Winkel von 180° umbiegen. Da sie mit ihrem unteren Ende bis in die Nähe der Grenzzone zwischen Sproß und Wurzel, des sogenannten Wurzelhalses, reichen, ist diese unregelmäßige Anordnung wohl durch Wachstumsverschiebungen verursacht. Auch die Bastfasern sind nicht geradlinig angelegt, sondern gebogen. In der Pfahlwurzel enthalten einige Gefäße teilweise eine braune Masse. Da wir in der Wurzel keine Milchröhren haben und im oberirdischen Teile ebenfalls mit braunem Inhalt erfüllte Gefäße sind — auch David (7:1872, S. 58) beobachtete Milchsaft in Holzgefäßen von Euphorbien und Ficus, führt dies aber nur an, um die Milchzellen als Sekretionsorgane hinzustellen —, so kann man wohl schließen, daß der Inhalt dieser Gefäße in keinem Zusammenhang steht mit dem Inhalt der Röhren. Schultz (21:1841) allerdings sprach die Vermutung aus, daß die Säfte der Milchgefäße ihren Ursprung aus der Lymphe des Holzes haben. Schultz gebraucht den Ausdruck Lymphe, weil er die Zirkulation des Milchsaftes mit der Säftezirkulation im tierischen Körper vergleicht.

Da es eine anatomische Merkwürdigkeit ist, daß sich im unterirdischen Teile Organe nicht finden, die im oberirdischen Teile vorhanden sind, so könnte man annehmen, daß die Röhren in der Wurzel vielleicht durch das Dickenwachstum zerdrückt würden. Deswegen zog ich Keimpflanzen in verschiedenen Stadien zum Vergleich heran, aber auch in ihren Wurzeln konnte ich keine Röhren oder Reste dieser feststellen. An ganz jungen Keimpflanzen finden sich übrigens in den Epidermiszellen des Hypokotyls und der Unterseite der Keimblätter violette Farbstoffe, die sich in Chloralhydrat lösen.

Die Röhren, gelegentlich knieartig gebogen, verlaufen in der Regel einzeln, doch auch zu zweien nebeneinander, selten zu dreien. Sie treten zusammen und weichen wieder auseinander, eine Verbindung zwischen ihnen habe ich nicht feststellen können. Sie finden sich auch innerhalb der Bastfasern, ja ganz vereinzelt sind Bastfasern mit braunem Inhalt erfüllt. Das Lumen der Hanffaser ist im Vergleich zur Flachsfaser sehr groß.

In den Knoten biegen viele Röhren um und treten in die Blätter und Achselsprosse ein. Andere gehen aber durch die Knoten hindurch und zwar an den Stellen, wo keine Blätter oder Achselsprosse ab-

zweigen. Auf gut getroffenen Schnitten durch den Knoten kann man durchgehende und umbiegende Röhren beobachten.

Die Röhrenmembran ist ohne Tüpfel und in der ausgewachsenen Pflanze verhältnismäßig zartwandig im Gegensatz zur jungen Pflanze. Sie ist äußerst elastisch, besonders nach Behandlung mit Natriumbikarbonatlösung. Man kann sie mit Nadeln bis zum $1^1/_2$fachen ihrer ursprünglichen Länge ausziehen.

Im Hauptnerv eines großen Fiederblattes finden sich an der Basis 8—12 Röhren. Diese begleiten den Hauptnerv aber nicht bis an die Spitze des Blattes, sondern biegen schon vorher in stumpfem Winkel in die dicken Seitennerven erster Ordnung ein, die jedesmal in einem Blattzahn endigen. Sie folgen diesen in einem Drittel bis in der Hälfte ihrer Länge, soweit nämlich, wie das Xylem noch von Phloem flankiert wird. Bekanntlich endigen die Gefäße allein für sich ohne Siebröhren. Man kann also behaupten, daß sie in den Blattnerven nur dort anzutreffen sind, wo noch Phloem vorhanden ist. Nur einige wenige Röhren enden in der Mittelrippe selbst. Nicht jeder Seitennerv erster Ordnung besitzt Milchröhren, den anderen Nerven fehlen sie vollständig. In das Mesophyll des Blattes treten sie für sich allein nicht ein, sondern folgen nur den Nerven, aber niemals bis zum Blattrande. Von den Blättchen eines Fieders sind die mittleren drei gewöhnlich zuerst ausgebildet und mehr als doppelt so groß wie die an den Seiten befindlichen. In den größeren haben wir die übliche Anzahl der Röhren, während in den kleineren sehr wenig sind. Manchmal trifft man in den letzteren nur zwei Röhren, von denen die eine im Hauptnerv endigt, während die andere in einen Seitennerv eintritt.

Das Gesamtbild der Milchröhren des Hopfens ist ungefähr dasselbe wie beim Hanf. Der Inhalt hat eine zitronengelbe Färbung, von Verzweigung und Querwänden habe ich nichts gesehen. Im Längsschnitt haben sie ein etwas anderes Aussehen, sie werden bald schmaler, bald breiter. Sie verlaufen mehr gerade und sind nicht so stark geschlängelt. Im unterirdischen Stengelteil sind sie sehr gut zu beobachten, sie finden sich dicht unter der verkorkten Rinde. Auf Längs- und Querschnitten durch den jungen Sproß findet man auch Milchröhren im Kollenchym der Rinde. Beim Hopfen könnte man also nur mit einer gewissen Einschränkung sagen, daß die Milchröhren dem Gefäßbündelsystem angehören. Im Blatte folgen die Röhren ebenfalls dem Hauptnerv und von diesem, in stumpfen bis rechten Winkel in geringer Zahl abgehend, den dicken Seitennerven erster Ordnung, begleiten diese aber viel weiter als im Hanfblatt und machen noch verschiedene Biegungen mit. Selbst dort sind sie noch zu finden, wo

der Nerv nur noch aus zwei oder drei Gefäßreihen besteht. Und an den Stellen, wo sich dieser wieder verästelt, haben sie kleine, spitze Ausstülpungen, als ob sie die Neigung hätten, auch den Abzweigungen zu folgen. In das Mesophyll des Blattes treten sie für sich allein nicht ein. Auch im Blattstiel sind Gefäße mit braunem Inhalt erfüllt, beim Hanf wie beim Hopfen, beim Hopfen auf lange Strecken hin.

Die Nervatur eines Hanfblattes ist ziemlich regelmäßig. Von der Mittelrippe gehen die starken Seitennerven erster Ordnung ab, die jedesmal in einem Zahn endigen, während wir beim typischen Hopfenblatt drei Hauptnerven unterscheiden können, da das Blatt gelappt ist. Zur Beobachtung nach Behandlung mit Alkohol und Chloralhydrat sind junge, dünne Blätter geeigneter, da sie durchsichtiger werden. Die Röhren begleiten die Nerven nicht bis zum Schluß, sondern sie enden vorher mit einer abgerundeten Spitze, allmählich gehen sie konisch zu.

Auf Querschnitten durch den Sproß oder Blattstiel vom Hopfen fallen die die Milchröhren umgebenden Zellen durch ihre Form gegenüber den anderen Zellen auf. Sie sind kranzförmig um die Röhre herumgelagert. Holzner (15:1893, S. 260) nimmt an, daß sie bei der Bildung und Leitung des Milchsaftes beteiligt sind. Ähnliches kann man beim Hanf beobachten, doch ist es hier nicht so ausgeprägt.

Hanf und Hopfen ähneln sich sehr, was den Verlauf der Röhren anbelangt, doch mit dem Unterschiede, daß die Röhren des Hopfens im allgemeinen viel gerader verlaufen. Vielleicht ist dies dadurch zu erklären, daß der Hopfen eine Schlingpflanze mit langer Wachstumszone und intensiver Längenausdehnung ist. Andererseits rührt vielleicht der geschlängelte Verlauf beim Hanf von dem sekundären Zuwachs her, der beim Hanf viel stärker als beim Hopfen ist. Im Hypokotyl, in den Wurzeln und in den Keimblättern des Hopfens habe ich keine Milchröhren wahrnehmen können. In diesem Punkte zeigen also Hanf und Hopfen Übereinstimmung.

Inhaltsstoffe.

Wie schon erwähnt, zeigen die Röhren verschiedene Färbung, bald sind sie dunkelbraun, rotbraun, bald braun oder gelb bis zum hellen Gelb. Der Inhalt ist zähflüssig, in der Hauptsache eine homogene Masse, in die einzelne Körnchen und Tröpfchen eingelagert sind, die häufig über die Hälfte des Lumens der Röhre ausmachen. Diese Masse ist äußerst resistent auch gegen starke Lösungsmittel. Im grünen Material hat der Inhalt mehr eine schwarzbraune Färbung, die in das Violette schimmert. Stellt man Querschnitte durch frische Pflanzen her, so fließt der Saft nicht aus. Die Querschnitte sind aber zuweilen mit braunem

Inhalt überstrichen, hauptsächlich in der Region der Milchzellen. Hieraus kann man auf die Konsistenz des Michsaftes schließen. Auf Querschnitten durch Alkoholmaterial ist hiervon nichts zu sehen, da der Inhalt erstarrt, koaguliert ist. Von einem Milchsaft kann eigentlich nicht die Rede sein, da der Inhalt alles andere denn milchig ist. Läßt man durchschnittene junge Pflanzenteile an der Luft liegen, so bildet sich nach einiger Zeit an den Schnittflächen eine feine, schwärzlichbraune Kruste, ein Zeichen, daß der Inhalt der Röhren im Gewebe unter einem gewissen Druck steht.

Schon Cramer (5: 1881, S. 23) sagt, daß die mit intensiv rotbraunem Inhalt erfüllten Zellen unlöslich sind in kochendem Kali, kaltem Alkohol, Äther, Terpentinöl, Benzin, konzentrierter Schwefelsäure und rauchender Salzsäure. Höhnel (14: 1905, S. 51) bezeichnet sie als unlöslich in Kalilauge, Alkohol, Äther, Benzin, Schwefelsäure. Er bezweifelt, daß es Gerbstoffzellen sind.

Von Briosi und Tognini (3: 1894) werden die Röhren als „tubi tanniferi" bezeichnet. Sie prüften ausgewachsene Pflanzen auf ihren Tanningehalt vermittelst Querschnitten, indem sie an der Wurzelspitze begannen und am Sproßende aufhörten. Hierbei ist ihnen, wie mir scheint, ein Irrtum unterlaufen. Sie betonen ausdrücklich, daß sie für ihre Untersuchungen nur Alkohol- und in Kaliumbichromat konserviertes Material zur Verfügung hatten, und beide sagen bezugnehmend auf Höhnel und Cramer: „Wir können bestätigen, daß der Inhalt dieser Röhren bald rotbraun, bald durchsichtig ist, daß er sich mit Kaliumbichromat ins Gelbliche färbt, ins Bräunliche oder ziegelrot und mit Eisensalzen schmutziggrün. Daher kann es, wie es uns scheint, nicht in Zweifel gesetzt werden, daß solche Röhren Tannin enthalten. Von welcher Natur er auch sein möge und ob andere Substanzen und welche außer dem Tannin in diesen Röhren enthalten sind, haben wir nicht untersucht." (Die betreffende Stelle ist hier in deutscher Übersetzung wiedergegeben.) Nun weisen die Röhren schon in der grünen Pflanze und in Alkoholmaterial die oben genannten Färbungen auf, ohne mit Kaliumbichromat als einem Gerbstoffreagens behandelt zu sein. An anderer Stelle sagen sie, daß sie bei Alkoholmaterial sich des Eisenchlorürs bedient hätten. Eisenchlorürlösung ist grünlichgelb, und eine braun gefärbte Röhre erscheint bei Zusatz von Eisenchlorür schmutziggrün. Ich habe dieses nachgeprüft, meines Erachtens ist es aber keine chemische Reaktion, sondern es ist rein physikalisch die Lichtbrechung, die eine schmutziggrüne Färbung vortäuscht. Im übrigen müßte das Tannin, da es in Wasser und Alkohol löslich ist, schon zum großen Teil ausgewaschen sein. Also diese Behauptung, daß die Röhren in

der Hauptsache Tannin enthalten — dieses geht schon aus der Bezeichnung „tubi tanniferi" hervor —, scheint mir auf sehr schwachen Füßen zu stehen. Ich habe außerdem weitere Gerbstoffreagenzien angewendet, wie Eisenchlorid, Bleiessig sowie Osmiumsäure nach vorhergehender Einwirkung von Salzsäure. Bleiessig ergibt einen weißen Niederschlag und Salz- + Osmiumsäure eine Blaufärbung mit Gerbstoffen, die Dufoursche Blaufärbung, aber das Ergebnis war negativ. Braungart (2: 1901, S. 234) hat die Röhren des Hopfens auf Gerbstoff untersucht, ist aber zu keinem Ergebnis gekommen, während Molisch nach Solereder (23: 1908, Erg.-Bd., S. 296) behauptet, daß der Milchsaft des Hopfens sehr gerbstoffreich sei.

Kalilauge, Äther, Benzin, Alkohol, Chloroform, Xylol, Eau de Javelle, Schwefelkohlenstoff, Essigsäure, Salpetersäure, alle diese Reagenzien ließ ich bei gewöhnlicher Temperatur, in der Wärme und teilweise siedend stundenlang einwirken, eine Lösung war jedoch nicht herbeizuführen, obwohl ich sorgfältig in Alkohol entwässert hatte vor Behandlung mit Reagenzien, die sich nicht mit Wasser mischen.

Wenn man einen Längsschnitt mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt, wird das Gewebe zerstört. Es bildet sich ein schwarzbrauner Brei. Spült man diesen vorsichtig hinweg, so bleibt der Inhalt als Stange (Harz?stange) zurück, denn die Membran ist durch die Schwefelsäure zerstört.

Nach Molisch (16: 1913, S. 151) lösen sich Gummiharze in 60%igem Chloralhydrat vollständig. Auf den Inhalt unserer Milchröhren jedoch ist dieses Chloralhydrat ohne Wirkung. Erst nach längerer Einwirkung scheint eine schwache Entfärbung einzutreten.

Auch auf Kautschuk habe ich geprüft. Schwefelkohlenstoff bleibt ohne Wirkung. Als gutes Lösungsmittel für Kautschuk gibt Czapek (6: 1921, S. 727) symmetrisches Dichloräthylen an. Ich habe es in kaltem und warmem Zustande angewendet, von einer Lösung des Inhalts war nicht die Rede.

Nach Berg (1: 1879, S. 246) wird das Harz aus dem alkoholischen Extrakt des indischen Hanfes durch ätherische Öle gelöst, zumal in der Wärme. Ich ließ nun Nelkenöl und Terpentinöl einwirken, aber beide Öle blieben wirkungslos. In der Wärme schien durch Terpentinöl eine schwache Entfärbung eingetreten zu sein, aber keine Lösung.

Läßt man kaltes Schulzesches Gemisch, Salpetersäure und chlorsaures Kali, einwirken, so werden die Röhren hellgelb bis wasserhell. Die intensive Färbung verschwindet, und es bleibt eine farblose, amorphe Masse.

Mit 1%iger Osmiumsäure färben sich die Röhren schwarz. Durch H_2O_2 wird die Schwarzfärbung wieder aufgehoben. Nun ist Osmiumsäure kein spezifisches Reagens, sondern es färben sich damit Fette, ätherische Öle, Harze und Gerbstoffe. Auch wenn die Röhren zuvor gekocht wurden, sei es in Wasser oder Schwefelkohlenstoff, trat dennoch die Schwarzfärbung ein.

Läßt man einen Schnitt einige Zeit in 10%iger Salzsäure kochen, so färben sich die Röhren rot.

Durch Perhydrol, das 30%ige Wasserstoffsuperoxyd, werden die Röhren gebleicht, sie werden hellgelb. Der Vorgang wird beschleunigt, wenn man Kalilauge hinzusetzt.

Andererseits sind Färbungen erfolglos geblieben mit Sudan III und Alkannatinktur. So leicht die Röhren durch ihre Färbung aufzufinden sind, so schwierig ist es wiederum, wirksame Reagenzien anzuwenden, da durch die schon verhandene intensive Färbung jede Farbreaktion nahezu unmöglich wurde, so auch die Eiweißreaktionen. Das einzige, was ich positiv festgestellt habe, ist, daß sich in geringen Spuren Stärke in den Milchröhren befindet. Die durch Jod blau gewordenen Körnchen heben sich stark von dem übrigen Inhalt ab.

Was also die Feststellung des Inhalts der Milchröhren anbelangt, ist auch meinen Untersuchungen trotz eifriger Bemühungen der Erfolg versagt geblieben. Das Ergebnis ist so gut wie negativ.

Die Frage, welche Beziehungen zwischen dem Inhalt der Röhren und dem der Gefäße — es könnte sich hier um Wundgummi handeln, auch pflegen sich in älteren Gefäßzellen Sekrete anzusammeln — sowie dem der Drüsenhaare bestehen, will ich offen lassen, da es mir nicht gelungen ist, einwandfreie Reaktionen zu erhalten. Beim Hopfen haben wir ungefähr das gleiche Bild. Nach Braungart (2: 1901, S. 191) ist auch hier der Unterschied zwischen dem Harze der Milchröhren und dem der Lupulinkörner noch nicht untersucht worden.

Eine teilweise Lösung des Inhalts wird nur erzielt, wie schon erwähnt, wenn man Stücke des Hanfes lange Zeit der Wasser- oder chemischen Röste aussetzt, sie beinahe verfaulen läßt, so daß sich zahlreiche Bakterien ansammeln. Und durch die Tätigkeit dieser, nehme ich an, wird die Lösung bedingt.

Entwicklungsgeschichte.

Im folgenden gebe ich zunächst einen kurzen, historischen Überblick über die verschiedenen Ansichten der Entstehung der Milchsaftbehälter. Vorweg bemerken möchte ich, daß der Unterschied zwischen

gegliederten und ungegliederten Milchröhren ziemlich spät entdeckt wurde. Die Verschmelzungstheorie wurde ohne weiteres auch auf die ungegliederten übertragen.

Nach David (7: 1872, S. 5) war Unger (1843) der erste, der sich über Ursprung und Entstehung der Milchsaftbehälter äußerte. Er erkannte ihre Entstehung aus der Verschmelzung von Zellen und zwar aus zylindrischen, übereinander gereihten Zellen, zwischen denen die Querwände resorbiert werden, also aus Zellfusionen.

Schleiden (1845) ist sich nach David (7: 1872, S. 6) nicht klar darüber, wo die Entstehung der Milchsaftgefäße zu suchen ist, entweder aus einem Interzellularraum oder aus einer sich ausdehnenden und verästelnden Zelle.

Über Schleidens erstere Ansicht stellte ein ungenannter Verfasser (26: 1846, S. 868), der sich hauptsächlich mit dem Vegetationspunkt beschäftigte, sorgfältige Untersuchungen an. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Milchsaftbehälter zunächst schmale Gänge im parenchymatischen Zellgewebe sind, die sich erst späterhin mit einer eigenen Membran umgeben.

Schacht (18: 1851, S. 513) nahm an, daß die Milchsaftröhren nichts anderes als lange, verzweigte Bastzellen seien, und behauptete dies für eine Reihe von Vertretern der Euphorbien und auch für Ficus elastica. Später untersuchte er Carica papaya und erkannte, daß die Milchgefäße durch Verschmelzung von Kambiumzellen entstehen.

Th. Hartig (13: 1862, S. 99) hob als erster die ungegliederten gegenüber den gegliederten Milchröhren hervor. Die ersteren schrieb er den Euphorbien zu, die letzteren den Cichoriaceen und Papaveraceen.

Hanstein und Dippel (12: 1864 und 8: 1865), deren beider Arbeiten von der Pariser Akademie preisgekrönt wurden, berichteten auch nur über Entstehung der Milchgefäße durch Zellverschmelzung und übertrugen diese Entstehungsweise auch auf die ungegliederten.

Vogl (27: 1866/67, S. 31) war der Ansicht, daß die Milchröhren bald aus Kambiumzellen, bald aus Parenchymzellreihen, bald aus Siebröhren hervorgehen, und sprach von Milchsaftsiebröhren und, da er auch mit Milchsaft erfüllte Spiralgefäße angetroffen hat, von Milchsaftgefäßbündeln.

Den von Hartig (s. o.) betonten Unterschied zwischen gegliederten und ungegliederten Milchröhren verschärfte David (7: 1872). Er untersuchte unter anderem Euphorbia splendens und Ficus elastica und kam zu dem Ergebnis, daß jede ungegliederte Milchröhre eine Milchzelle sei, die durch Streckung einer einzelnen Meristemzelle entsteht. Fortlaufend

werden entsprechend dem allgemeinen Wachstum neue Milchzellen am Vegetationspunkt angelegt, die in den Blättern befindlichen sind nur Verzweigungen der im Stamm befindlichen. Die wirkliche Entstehungsweise bei diesen beiden Pflanzen hat David auch noch nicht erkannt.

Eine wertvolle, abschließende Arbeit zur Entwicklungsgeschichte der gegliederten Milchröhren lieferte Scott (22: 1882).

Das Verdienst Schmalhausens (19: 1877) ist es gewesen, die Entstehung der ungegliederten Milchröhren aus wenigen Initialzellen nachgewiesen zu haben. Seine Untersuchungen wurden von Schullerus (20: 1882) bestätigt und teilweise ergänzt, ebenfalls von Chauveaud (4: 1891). Diese Ansicht über die Entstehungsweise aus wenigen Initialzellen im Embryo wurde dann auch auf die Urticaceen, Asclepiadeen und Apocyneen ausgedehnt.

Anschließend seien einige Punkte der Zusammenfassung Schullerus' (20: 1882, S. 92) wiedergegeben, da sie als typisch für die gesamten bisher bekannten Pflanzen mit ungegliederten Milchröhren zu bezeichnen sind, um sie in Vergleich zu der jetzt zu behandelnden Entstehungsweise der Röhren des Hanfes zu setzen.

1. „Die Milchsaftschläuche von Euph. Lathyris L. entstehen durch Auswachsen schon im embryonalen Zustande ausschließlich im Rindenparenchym angelegter Zellen, aus welchen Urzellen sämtliche Milchröhren der erwachsenen Pflanze hervorgehen. Neue Milchzellen bilden sich später nicht mehr."

2. „Die Milchsaftschläuche sind in allen Pflanzenteilen durch deren ganzes Leben hindurch, in der Wurzel sowohl wie in den oberirdischen Teilen vorhanden. Verzweigungen derselben finden sich an den Ursprungsstellen seitlicher Organe, sowie innerhalb dieser selbst. Dagegen fehlen Anastomosen sowohl in den Knoten als auch an allen anderen Stellen, zumal auch in den Blättern."

3. „Das Wachstum der Milchsaftschläuche ist ein gleitendes, aktives, insofern es nicht durch das Wachstum der angrenzenden Zellen auf mechanischem Wege bedingt ist, wohl aber durch dieselben einigermaßen eingeschränkt werden kann."

4. „Die Milchsaftschläuche behalten ihr Spitzenwachstum sowie die Fähigkeit, an irgendeiner Stelle Verzweigungen zu bilden, ihr ganzes Leben hindurch unbegrenzt."

Wir unterscheiden heute also entwicklungsgeschichtlich zwei Arten von Milchröhren, gegliederte und ungegliederte. Die gegliederten entstehen durch Verschmelzungen von Zellen, durch Zellfusionen — es sind also in Wirklichkeit Milchsaftgefäße —, indem die Querwände frühzeitig

resorbiert werden. Bei Musa und Chelidonium haben wir nur eine Perforation der Querwände. Die Röhren verzweigen sich reichlich und dehnen sich netzartig durch die ganze Pflanze hindurch aus und sind durch Anastomosen untereinander verbunden. Die gegliederten Milchsaftgefäße sind charakteristisch für einige Aroideen und Musaceen sowie für die Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen, Lobeliaceen, Campanulaceen, sowie für die Euphorbiengattungen Manihot und Hevea.

Die ungegliederten Milchröhren — Milchzellen — entstehen aus wenigen Initialzellen, die schon im Embryo angelegt sind. Diese halten mit dem Wachstum der Pflanzen Schritt und wachsen aus zu langen, schlauchartigen, verzweigten Gebilden — zu vergleichen mit Pilzhyphen — und dringen so in alle Pflanzenteile ein. Anastomosen fehlen, hin und wieder gehen zwei Röhrenarme eine Verbindung ein. Die ungegliederten Milchröhren sind charakteristisch für die Apocyneen, Asclepiadeen, Urticaceen einschließlich der Artocarpeen und Moraceen, sowie für die meisten Euphorbien. Bei den Röhren, welche sich im sekundären Zuwachs finden, handelt es sich nur um Verzweigungen der rindenständigen.

Was nun die Milchröhren des Hanfes anbelangt, so gehören sie, wie schon erwähnt, zu den ungegliederten und zwar zu dem bisher nicht unterschiedenen Typus der ungegliederten ohne Verzweigung. Ich hob schon hervor, daß es entwicklungsgeschichtlich von besonderer Bedeutung ist, daß sie unverzweigt sind. Auf Feststellung von Verzweigungen habe ich das größte Gewicht gelegt, aber nichts dergleichen gefunden. Es könnte der Fall sein, daß eine Röhre Seitenäste in ganz spitzem Winkel entsendet, die kürzere oder längere Zeit parallel zur Hauptröhre verlaufen, aber ich habe niemals eine Verbindungsstelle wahrnehmen können. Und wenn man 5 cm lange Röhren ohne Verzweigung freilegen kann, so kann man wohl schon daraus einen Schluß für die ganze Pflanze ziehen. Da sie unverzweigt sind, kommt eine Entstehung des Milchröhrensystems aus wenigen Initialzellen im Embryo nicht in Frage, ganz abgesehen davon, daß sich in den Keimblättern, in den Wurzeln und im größten Teile des Hypokotyls keine Röhren finden. Um sich dieses zu veranschaulichen, genügt eine einfache Überlegung: wie ich schon andeutete, tritt eine gewisse Zahl der Röhren in die Blätter und Achselsprosse ein, indem sie in mehr oder weniger spitzem Winkel umbiegen. Würden sie aus wenigen Initialzellen entstehen, so dürften oben im Stengel nur sehr wenige Röhren ankommen, da die Mehrzahl schon unterwegs einen anderen Weg genommen hätte, nämlich in die Blätter und Achselsprosse hinein. In Wirklichkeit ist das Gegenteil der Fall. Gerade in den oberen Internodien haben wir erheblich mehr Röhren.

Dies ist vielleicht dadurch zu erklären, daß mit fortschreitendem Wachstum auch der Vegetationspunkt stärker wird und mehr Raum für Neuanlagen von Röhren bietet.

Die Entstehung der Röhren ist gänzlich verschieden von der bisher bekannten der übrigen Pflanzen mit ungegliederten Röhren. Es werden nämlich Initialen wie andere Zellinitialen dauernd am wachsenden Vegetationspunkt gebildet, aber erst von einem bestimmten Entwicklungsstadium an, nämlich wenn Blätter angelegt werden.

Die Initialzellen am Vegetationspunkt sind in ihrem Jugendstadium rundlich oder länglich. Ihr Lumen ist größer als das der angrenzenden Zellen, die Zellwand ist verhältnismäßig dick (Fig. 4). Auch Holzner (15: 1893, S. 260) sagt, daß die jugendlichen Milchsaftgefäße des Hopfens am weiteren Lumen und an den dickeren Zellwänden kenntlich sind. Schon im frühesten Stadium besitzen die Milchröhren als Inhalt eine körnige, gelb-

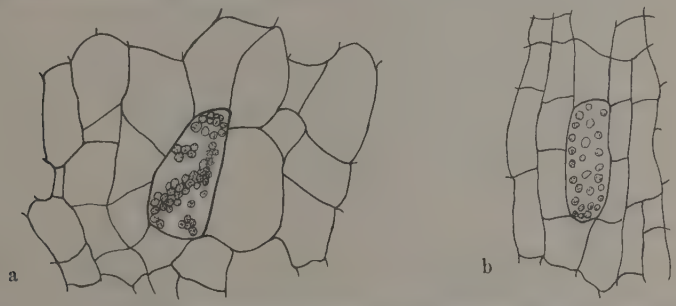


Fig. 4. Ganz junge Milchröhrenanlagen mit körnigem Inhalt. Vergr. 1150.

braune Masse, in der Kern und Kernkörperchen erkennbar sind und sonstige deformierte Körper, die wahrscheinlich Kernreste sind. Sie werden angelegt in einiger Entfernung unter dem Vegetationsscheitel im Prokambium oder in nächster Nähe des Prokambiums nach außen hin. Das Mark ist frei von ihnen. Aber nicht nur am Vegetationsscheitel selbst, sondern auch in den jungen Blättern werden die Röhren angelegt. Auf Längsschnitten sieht man in den jungen Blattanlagen bereits Initialen, die keine Verbindung mit dem Stengel aufweisen. Schon am Vegetationspunkt ist die Schlängelung ziemlich stark, man sieht auf dünnen Schnitten immer nur Bruchstücke.

Stellt man sukzessive Querschnitte durch die Endknospe her, von oben beginnend, so erscheinen zunächst die ältesten Blattanlagen und in diesen die Röhren und zwar um so mehr, je weiter man nach unten kommt. Sie werden vor Bildung der Gefäße angelegt. Allmählich treten die jünge-

ren Blattanlagen hervor, in diesen dasselbe Bild wie bei den älteren mit dem Unterschiede, daß nicht dieselbe Zahl der Röhren wie in den älteren erreicht wird. Darauf wird der eigentliche Vegetationsscheitel sichtbar. Er

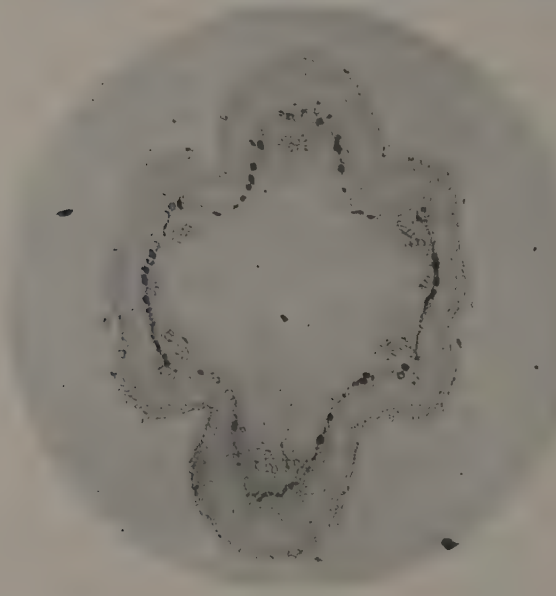


Fig. 5a.

Fig. 5a u. b. a Querschnitt unterhalb des Vegetationspunktes. Die dunklen Flecke sind die Milchröhren. Vergr. 85. b Einzelbild. *Mi* Milchröhren. Vergr. 780.

ist zuerst rundlich-oval und geht dann in ein Vierkant mit abgerundeten Ecken über. Die älteren Blätter sind noch länger vorhanden, da ihre Ansatzstelle tiefer liegt. Ein Fünftel Millimeter ca. unter dem obersten Punkte des Vegetationskegels erscheint die erste Röhre. Diese ist auf den nachfolgenden Schnitten nicht mehr zu sehen, auch ein Beweis, daß es sich um Initialen handelt. Erst weiter unten werden mehr Röhren sichtbar und zwar sukzessive immer mehr (Fig. 5a und b). Sie erscheinen erst, nachdem die Prokambiumstränge, wenn auch schwach, kenntlich geworden sind. Soweit ich beobachtet habe, werden die jüngsten Initialen vor Bildung der Gefäße auch hier angelegt. Sie sind weiter unten, wo schon Gefäße in größerer Anzahl vor-

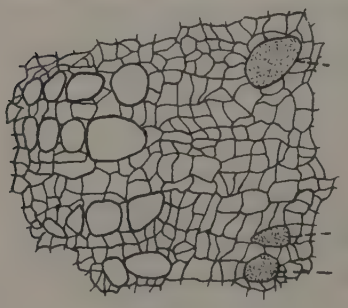


Fig 5b.

handen sind, vornehmlich gegenüber den Kanten anzutreffen, wo auch die Gefäßbündel schon mehr differenziert sind. Das Mark ist frei von Milchröhren, zeigt aber in ganz jungem Stadium schon zahlreiche Zellen mit Drusen von Kalziumoxalat.

Auf medianen Längsschnitten sieht man mehr oder weniger lange Röhren nur im Prokambium oder nahe am Prokambium (Fig. 6). Diejenigen, welche im jüngsten Internodium liegen, sind sehr kurz, da sie hier erst angelegt sind. Gleichzeitig sieht man in den jüngsten Blattanlagen schon kurze Milchzellen, die keine Verbindung mit der Sproßachse zeigen. Es gibt also auf jeden Fall Milchröhren, die in den Blättern angelegt

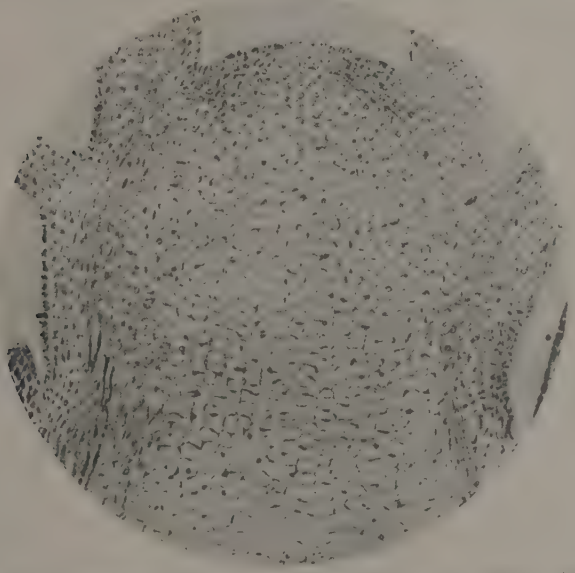


Fig. 6. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt. Vergr. 170.

werden. Andererseits kann man beobachten, daß von unten her kommende Röhren in ein älteres Blatt einbiegen. Dabei treten die Röhren, die an einem Nodus oder in der Mitte eines Internodiums beginnen, nicht immer in das Blatt des folgenden Nodus' ein, sondern sie durchziehen diesen und folgen erst dem Blatte des übernächsten Nodus'. Dies ist ein Zeichen, daß die Röhren eine außerordentliche Länge erreichen; denn die Internodien sind bei stark entwickelten Hanfpflanzen 25—30, ja bis über 30 cm lang. Röhren, die von oben her kommen und in ein Blatt eintreten, habe ich nicht festgestellt. Ob es nun stammeigene Röhren gibt, d. h. solche, die nur im Stengel verlaufen, will ich dahingestellt sein lassen, da es wohl

mikrotechnisch eine Unmöglichkeit ist, die absolute Länge der Röhren zu bestimmen. Es ist anzunehmen, da man auf Röhren stößt, die von unten her kommen und nach oben zu mit einer abgerundeten Spitze im Stengel selbst endigen. Andererseits erkennt man auch wieder Verbindungsröhren zwischen Stengel und Blatt, die kurz unter der Ansatzstelle eines Blattes mit der Spitze nach unten endigen. Es scheint sich um eine Wechselbeziehung zu handeln: die im Stengel angelegten Röhren treten teils in die Blätter ein und teils die im Blatt angelegten in den Stengel. Überhaupt gewinnt man bei den Röhren im Stengel den Eindruck, daß sie nur im Zusammenhange mit den Blättern angelegt werden; denn sie treten erst zutage nach Anlage von Blättern.

Eine sekundäre Entstehung der Röhren beim Dickenwachstum habe ich nicht beobachten können. Ich verglich die Anzahl der Röhren auf Querschnitten durch den Vegetationspunkt eines Keimpflänzchens, das gerade die Keimblätter und ein makroskopisch sichtbares Internodium entwickelt hatte, mit Querschnitten durch das älteste Internodium einer über 3 m hohen Pflanze und fand annähernd dieselben Zahlen, ca. 40 — 60. Dieses könnte schon als Beweis dienen, daß eine sekundäre Entstehung durch das Kambium nicht in Frage kommt. Im übrigen müßte man auf Querschnitten durch den dicken Stengelteil im sekundären Zuwachs Röhren finden. Diese könnten dann nur sekundären Ursprungs sein und keine Äste der rindenständigen, da wir keine Verzweigung haben. Sie finden sich aber nur am äußeren Rande des primären Phloems zwischen den beiden Bastfaserringen. In den oberen Internodien, wo noch kein starker sekundärer Zuwachs und infolgedessen keine sekundären Bastfasern vorhanden sind, sind sie allerdings dicht an das Kambium herangerückt. Aus dem Kambium könnten immer nur Milchzellen hervorgehen, die höchstens die Länge einer Bastfaser haben. Sonst müßten sie durch Resorption von Querwänden entstehen. Jedoch bieten die Röhren, die dicht am Kambium liegen, dasselbe Bild wie die übrigen und erstrecken sich lang hin.

Die im allgemeinen gelbbraunen Röhren haben bei der Flemmingschen Dreifachfärbung teilweise rötlichen Untergrund, besonders intensiv an den Enden, ein Zeichen für Reichtum an plasmatischen Substanzen und für das Wachstum. Die Röhren haben verhältnismäßig viel Kerne. Diese haben die Farbe des Safranins gespeichert, während die Kerne der Nachbarzellen blau und nur der Nukleolus rot gefärbt ist. Die Nukleolen der Röhrenkerne sind ziemlich groß und sehr gut zu erkennen. Sehr häufig sieht man zwei bis drei Kerne in unmittelbarer Nähe liegen (Fig. 7). Sie sind wie in allen langgestreckten Zellen spindel- oder tropfenförmig, im Gegensatz zu denen der Nachbarzellen, die rundliche Gestalt

zeigen. Für gewöhnlich sind sie parallel zur Zellwand gerichtet und liegen ihr an. Diese Kerne trifft man eigentlich nur in jungen Röhren dicht unter dem Vegetationspunkt. Meistens sieht man nur deformierte rote Körper, die wahrscheinlich Reste darstellen. Die Nukleolen scheinen zu bleiben. Vergleicht man dieses Bild mit den übrigen Zellen, so kann man schließen, daß die Kerne in den Milchröhren mit zunehmendem Alter verschwinden, nur im Jugendstadium hervortreten, während bei der Teilung gewöhnlicher Parenchymzellen die neu entstandenen Kerne in den Tochterzellen erhalten bleiben. In Röhren von ausgewachsenen Pflanzen sind spindelförmige Kerne nicht mehr wahrzunehmen, nur noch Kernkörperchen längs der Zellwand und in geringer Zahl.

Auch an Mikrotomschnitten durch den Vegetationspunkt von Ficus carica, die mir freundlichst von Herrn Professor Miehe zur Verfügung gestellt wurden, erkennt man, daß die Milchröhren sehr viel Kerne besitzen. Diese sind zwar größer als die der Nachbarzellen, haben aber sonst im Gegensatz zum Hanfe dieselbe Form. Schon am Vegetationspunkt sieht man bei Ficus Verzweigungen und erkennt die Milchröhren auch im Mark.

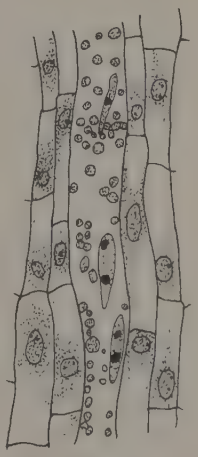


Fig. 7. Junge Milchröhre mit Kernen. Vergr. 1150.

In fixierten Keimwurzeln, die ca. 2 Tage alt waren, und in den Wurzeln von älteren Keimpflanzen sowie von ausgewachsenen Pflanzen waren keinerlei Röhren oder Anlagen von Röhren zu bemerken. Während wir in allen sonstigen milchsaftführenden Gewächsen Milchröhren in der Wurzel haben, nimmt hierin der Hanf also eine Sonderstellung ein.

Längsschnitte durch den Vegetationskegel vom Hopfen bieten dasselbe Bild wie beim Hanfe mit dem Unterschiede, daß man die etwas älteren Röhren auf lange Strecken hin verfolgen kann. Sie verlaufen mehr gerade als die des Hanfes. Ebenfalls dicht unter dem Vegetationspunkt selbst erkennt man kurze, gegenüber dem übrigen Gewebe stark ausgeprägte Röhren mit intensiv gelbem Inhalte. Auch hier haben wir Verbindungsröhren zwischen Sproßachse und Blättern. Die Entstehungsweise scheint analog der des Hanfes zu sein. Als Argument hierfür könnte noch folgendes dienen: für gewöhnlich wird der Hopfen vegetativ vermehrt durch Stecklinge. Da die Röhren des Hopfens ebenfalls unverzweigt sind, könnten sich in die sich zum Haupttriebe entwickelnden Knospen nur verhältnismäßig wenige Röhren einschieben, und bei dem

starken Längenwachstum würden in den jüngsten Achselsprossen und Blättern nur sehr wenige zu finden sein, wenn sie nicht nachträglich neu entstehen würden. Onken (17: 1922, S. 281) scheint anzunehmen, daß der Embryo von Humulus Milchzellen besitzt. Er sagt, „im Gegensatz zum Hopfen" fehlen dem Embryo des Hanfes die Milchröhren. Er schließt dies wohl daraus, daß Chauveaud das Fehlen von Initialen nur beim Hanfe hervorgehoben hat.

Die Entstehung und der Verlauf der Milchröhren des Hanfes ist also verschieden gegenüber den entsprechenden Vorgängen bei den Moraceen, natürlich unter der Voraussetzung, daß die Angaben über Entstehung aus wenigen Initialen im Embryo richtig sind. Sie entstehen nicht aus wenigen Initialen, sondern fortlaufend werden am Vegetationspunkt neue Röhren angelegt, die sich nicht verzweigen.

Aus allen bisher mitgeteilten Beobachtungen ist wohl mit Sicherheit zu schließen, daß diese röhrenförmigen Gebilde des Hanfes echte Milchröhren sind.

Wachstum.

Es erhebt sich nun die Frage: wie kommt eine derart lange Röhre des Hanfes zustande? Zu betonen ist, daß allgemein die Entstehung und das Wachstum der Milchröhren eine Sonderstellung im Pflanzenkörper einnehmen. Sie sind die Zellen, die die größte Längenausdehnung gegenüber den übrigen Zellen erreichen. Vergegenwärtigt man sich die Entstehung von Parenchymzellen rein schematisch in vertikaler Richtung, so gehen aus einer gewissen Zelle am Vegetationspunkt durch Zellteilungstätigkeit eine Reihe von Zellen hervor. Diese strecken sich dann ohne Teilung, ein Prozeß, der an der Basis der Zellreihe beginnt und nach oben fortschreitet.

Nehmen wir nun an, daß neben der Ursprungszelle eine Milchröhreninitiale angelegt wird, so wächst diese im Verhältnis zu den übrigen Zellen mit, ohne daß Querwände gebildet werden. Die Verteilung der Intensität des Wachstums in der Röhre ist natürlich die gleiche wie im Schwesterparenchym. Auch hier hören die unteren Deszendenten früher mit der Teilung auf und beginnen die Streckung früher als die oberen. Eine im Meristem einer gewöhnlichen Parenchyminitiale benachbarte Röhreninitiale erreicht aber dieselbe Länge ohne Teilung, allein durch Streckung, die die Nachbarin durch Teilung und Streckung der Deszendenten erreicht.

Dazu scheint aber auch ein gewisses Maß von Spitzenwachstum zu kommen und zwar nach oben und unten. So sieht man auf Längs-

schnitten durch den Vegetationspunkt neben Röhren, die schon älteren Datums sind und infolgedessen eine gewisse Länge besitzen, Initialen. Andererseits kann man wieder Röhren beobachten, deren Spitze eine Biegung oder Krümmung hat, als ob sie sich mit Mühe zwischen die Zellen eingedrängt hätte. Ferner sind die Spitzen reich an plasmatischen Substanzen gegenüber dem übrigen Röhrenteil, was auch auf intensives Wachstum schließen läßt.

Wenn die Röhren sich sowohl vom Stengel in das Blatt erstrecken als auch umgekehrt, so spricht dies noch nicht unbedingt für Spitzenwachstum. Sie können an der Basis eines ganz jungen Blatthöckers angelegt sein und sowohl nach oben mit dem Blatt wachsen als auch sich mit der Querschnittszone des Stengels an der Ansatzstelle des Blattes strecken. Es muß sich bei dem Wachstum der Röhren um ein Mitteldings handeln. Sie halten mit dem allgemeinen Wachstum der Pflanze Schritt, haben aber die Fähigkeit, sich in sich streckendes Gewebe, das noch nicht in Dauerzustand übergegangen ist, einzuschmiegen. Auch daß sie sich im obersten Teile des Hypokotyls — hier könnte es sich aber dann nur um ein basiskopes Wachstum handeln — finden, scheint mir dafür zu sprechen, obwohl die Grenze zwischen Hypokotyl und eigentlichem Sproß wohl nicht so scharf zu ziehen ist. Denn wenn sie die Fähigkeit haben, sich nach Art von Pilzhyphen in fertigem Gewebe auszudehnen, könnten sie ebensogut durch das Hypokotyl in die Wurzeln hineinwachsen.

Wahrscheinlich ist die Gesamtlänge der einzelnen Milchröhre mindestens so lang wie die Wachstumszone des Hanfes, die ziemlich bedeutend sein kann. Leider sind Versuche, die maximale Länge der Röhren festzustellen, fehlgeschlagen. Es gelang nicht, völlig intakte Röhren, d. h. solche, die an beiden Enden geschlossen waren, zu isolieren. Würde Spitzenwachstum vorkommen, so könnten die Röhren erheblich länger sein als die wachsende Zone.

Bemerkungen zur Systematik und Zusammenfassung.

Im folgenden gebe ich zunächst eine Übersicht über die systematische Eingliederung der Cannabinaceen nach Wettstein (29: 1924, S. 505), Solereder (23: 1899, S. 865) und Engler (9: 1894, S. 70).

Wettstein: Urticales	Solereder: Urticaceae
1. Moraceae	1. Ulmaceae
2. Cannabaceae	2. Cannabineae
3. Ulmaceae	3. Moraceae
4. Urticaceae	4. Urticeae

Engler: Moraceae
1. Moroideae
2. Artocarpoideae
3. Conocephaloideae
4. Cannaboideae.

Abweichend von Wettstein und Solereder, bringt Engler also Hanf und Hopfen in besonders enge systematische Beziehung zu den Moraceen, indem er sie einer Unterfamilie derselben zuweist. Das Vorkommen von Milchröhren, wie es in der vorliegenden Untersuchung festgestellt ist, stützt diese Auffassung, aber nur bis zu einem gewissen Grade; denn die Eigenart der Milchröhren, unverzweigt zu sein und in Wurzel, Kotyledonen und Hypokotyl zu fehlen, unterscheidet doch die Cannaboideen deutlich von den übrigen Moraceen. Eine gewisse Sonderstellung der Cannaboiden innerhalb der Moraceen bleibt also bestehen.

Da nach Chauveaud im Embryo von Cannabis keine Milchröhreninitialen vorhanden sind, urteilt er, sei es schwer, einen Vergleich zwischen den Cannabinaceen und den übrigen milchsaftführenden Moraceen zu ziehen. Er sagt (4: 1891, S. 137): „. . . M. A. Engler place les Cannabinées dans la famille des Moracées et attribue aux plantes de cette famille des laticifères inarticulés (Milchsaftschläuche). Or, les Cannabinées (Cannabis sativa) ne présentent dans l'embryon aucune trace de laticifères. On ne saurait donc comparer ces plantes, sous le rapport de l'appareil laticifère, avec les Morées et les Artocarpées, par exemple, qui possèdent un appareil laticifère inarticulé bien développé dans leur embryon". Hiernach gewinnt man den Eindruck, als ob Chauveaud dem Hanfe überhaupt die Milchröhren abspricht, da er im Embryo keine Initialen gefunden hat.

Übersicht über die Ergebnisse.

1. Die Milchröhren des Hanfes gehören zu den ungegliederten und zwar zum bisher nicht unterschiedenen Typus der ungegliederten, unverzweigten. Es sind durchgehende zylindrische Röhren. Sie finden sich in den Teilen der Pflanze, in denen Phloem vorhanden ist. Auffallenderweise fehlen sie den Wurzeln, den Keimblättern und dem größten Teile des Hypokotyls. Die Röhren des Blattes sind entweder Verlängerungen der im Stengel befindlichen oder blatteigene.
2. Der Inhalt ist in der Hauptsache eine äußerst schwer lösliche, gelbbraune, körnige Masse.

3. Die Röhren werden fortlaufend am Vegetationspunkt des Sprosses angelegt, aber erst zu einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich wenn die Blätter ausgebildet werden.
4. Sie halten mit dem Wachstum der Pflanze Schritt und erreichen durch Streckung und vielleicht Spitzenwachstum eine außerordentliche Länge. Es sind also Zellen, nicht Zellfusionen.
5. Das anatomische Verhalten und die Entwicklungsgeschichte der Milchröhren des Hanfes ist verschieden im Hinblick auf die übrigen Moraceen.

Diese Sätze gelten in erster Linie für den Hanf. Vielleicht dürfen sie in vollem Umfange auch auf den Hopfen angewendet werden. Es wäre notwendig, die Entwicklungsgeschichte der Milchröhren bei den Moraceen, Euphorbiaceen usw. erneut zu untersuchen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Miehe, sage ich für die stete Förderung meiner Arbeit meinen ergebensten Dank. Des weiteren danke ich sehr Herrn Dr. Mäckel, der meine Untersuchungen stets mit Rat und Tat unterstützte, sowie Herrn Dr. Doßmann für wertvolle chemische Fingerzeige.

Angabe der vornehmlich benutzten Literatur.

1. Berg, Pharmazeutische Warenkunde. Berlin 1879.
2. Braungart, Der Hopfen. München und Leipzig 1901.
3. Briosi e Tognini, Intorno alla anatomia della canapa (Cannabis sativa), parte seconda; organi vegetativi. Atti dell' Istituto Botanico della R. Università di Pavia, Ser. II, Vol. IV, 1894.
4. Chauveaud, Annales des Sciences Naturelles-Botanique. Paris 1891, Série 7, T. 14.
5. Cramer, Drei gerichtliche mikroskopische Expertisen betreffend Textilfasern. Programm der Eidgen. Polytechnischen Schule für das Wintersemester 1881/82. Zürich 1881.
6. Czapek, Biochemie der Pflanzen. III. Bd., Jena 1921.
7. David, Über die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen. Diss., Breslau 1872.
8. Dippel, Entstehung der Milchsaftgefäße und deren Stellung in dem Gefäßbündelsystem der milchenden Pflanzen. Rotterdam 1865.
9. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, 1. Hälfte. Leipzig 1894.
10. Fischer, A., Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. IV, 1866, S. XCVII.
11. Hagers Handbuch der pharmazeutischen Praxis, bearbeitet von Fischer und Hartwich, I. Bd. Berlin 1903.

12. Hanstein, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.
13. Hartig, Th., Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Botanische Zeitung, XX. Jahrg., 1862, S. 73.
14. v. Höhnel, Mikroskopie der technisch verwendeten Faserstoffe. II. Aufl., Wien und Leipzig 1905.
15. Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntnis des Hopfens. Zeitschr. für das gesamte Brauwesen 1892—1895.
16. Molisch, Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.
17. Onken, Über die Bedeutung des Milch- und Schleimsaftes für die Beseitigung des überschüssigen Kalziums. Mez, Botanisches Archiv, II. Bd., S. 281, Königsberg 1922.
18. Schacht, Die sogenannten Milchsaftgefäße der Euphorbiaceen usw. sind milchsaftführende, nicht selten verzweigte Bastzellen. Botanische Zeitung IX. Jahrg., S. 513, 1851.
19. Schmalhausen, Beiträge zur Kenntnis der Milchsaftbehälter der Pflanzen. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg, Ser. 7, t. 34, No. 2, 1877.
20. Schullerus, Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris L. Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, XXIV. Jahrg., S. 27, 1882.
21. Schultz-Schultzenstein, H., Die Cyklose des Lebenssaftes in den Pflanzen. Nova Acta Acad. Leop.-Carol, Vol. VIII, Suppl. II, 1841.
22. Scott, Zur Entwicklungsgeschichte der gegliederten Milchröhren. Sachs, Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg, II. Bd., S. 648, Leipzig 1882.
23. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. Ergänzungsband. Stuttgart 1908.
24. Van Tieghem, Traité de Botanique, deuxième partie. Paris 1891.
25. Tschirch-Oesterle, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde, Herba cannabis ind., S. 55, Leipzig 1900.
26. Von einem Ungenannten, Die Milchsaftgefäße, ihr Ursprung und ihre Entwicklung. Botanische Zeitung, IV. Jahrg., S. 833, Berlin 1846.
27. Vogl, Beiträge zur Kenntnis der Milchsaftorgane der Pflanzen. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik (Pringsheim), V. Bd., S. 31, Leipzig 1866/67.
28. Warming, Handbuch der systematischen Botanik, II. Aufl. Berlin 1902.
29. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, III. Aufl. Leipzig und Wien 1924.

Die „Suchbewegungen“ der Pflanzen.

Von J. M. Janse.

Mit 25 Abbildungen im Text.

I. TEIL.

Einleitung.

Die Bewegungen der Pflanzen stellen ohne Zweifel einen der verwickelsten Abschnitte der Physiologie dar, wie es schon die überreiche Literatur der letzten 50 Jahre beweist.

Eine allgemeine Übersicht über die zahllosen Einzelbeobachtungen verlangt, daß sie unter möglichst einfache Gesichtspunkte gebracht werden, was jedoch bis jetzt nur in unvollständigem Maße geschehen ist.

In einer früheren Arbeit[1]) wurde zu diesem Zwecke, unter anderem, eine neue Einteilung der Bewegungen in „Zwang“- und „Suchbewegungen“ vorgeschlagen, welche von mehr prinzipieller Art ist wie die bisher gebräuchliche, obwohl die Gruppen in beiden ungefähr, aber doch nicht gänzlich, übereinstimmen.

Die „Zwangbewegungen“ würden dann solche, welche von vornherein sowohl nach Richtung als (größtenteils) nach Amplitude bestimmt sind, umfassen; außerdem werden sie von den gröberen Reizen (z. B. Berührung oder Stoß) hervorgerufen. Die „Suchbewegungen“ wären dagegen solche, bei welchen die Krümmungsrichtung sowie derer Größe nur derart ist, wie die jedesmaligen Umstände es erheischen; sie werden durch die feineren Reize (Licht, Schwerkraft usw.) veranlaßt[2]).

In dieser Arbeit werden nur die letzteren zur Sprache gebracht werden.

1) J. M. Janse, Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. Flora 1927, Bd. 122, S. 29.

2) Schon Oltmans, Über Phototaxis (Zeitschr. f. Bot. 1917, Jahrg. 9, S. 336), gebrauchte das Wort „Suchbewegungen“ in Beziehung zu chemotaktischen und phototaktischen Bewegungen freilebender Zellen, mit welchen dann auch die hier gemeinten Krümmungen in einer bestimmten Hinsicht eine merkwürdige Übereinstimmung zeigen, wie sich später herausstellen wird.

Es ist gebräuchlich, diese Bewegungen einfach als Krümmungen zu beschreiben; obwohl dieses unbedingt der Art der äußeren Erscheinung entspricht, so scheint es mir, für einen richtigen Begriff der doch hauptsächlich innerhalb des Pflanzenteiles sich abspielenden Vorgänge, nützlicher, von einer etwas abweichenden Vorstellung auszugehen. Diese wäre, daß ein zur „Suchbewegung" befähigtes Organ, welches sich momentan nicht bewegt, zwar in Ruhe verkehrt, doch nur weil die darauf wirkenden Faktoren einander aufheben und es so eigentlich eine Gleichgewichtslage einnimmt, welche bei der geringsten Veränderung eines jener Faktoren gestört werden muß; geschieht solches, so gibt der Pflanzenteil die bisherige Lage auf, um eine neue Gleichgewichtslage, welche den veränderten Umständen entspricht, aufzusuchen. Daher wurde eben der Name „Suchbewegung" für diese Krümmungen gewählt. Wichtig ist, daß bei dieser Vorstellungsweise nicht nur die Ursache des Eintretens der Krümmung, sondern auch die des Aufhörens beachtet werden muß.

Der Zweck dieser Bewegungen besteht nun darin, den betreffenden Pflanzenteil in eine vorteilhaftere Lage zu bringen, aber nicht in die vorteilhafteste im gegebenen Momente und für das bestimmte Organ, sondern vielmehr in die für die ganze Pflanze und auf die Dauer.

So krümmt z. B. eine Keimwurzel sich nicht geotropisch nach unten, weil sie selber dadurch in günstigere Umstände gelangt, was dann auch bei weitem nicht immer der Fall ist, sondern weil aus einer senkrecht hinuntergewachsenen Keimwurzel sich ein kräftigeres, nach allen Seiten ausgebreitetes, Wurzelsystem entwickeln kann; ein heliotropisch sich krümmender Stengel hat selber keinen Vorteil von der Lageveränderung, doch die ganze Pflanze kann, wegen der kräftigeren Assimilation, davon großen Nutzen ziehen usw.

Die Meinung, daß auch ein fernliegender Zweck als unmittelbare Ursache einer Erscheinung gelten könnte, bildet den Grundgedanken der Teleologie, welche zumal früher sehr viel Anhänger zählte; physiologisch ist eine solche Auffassung jedoch nicht haltbar.

Dennoch kann auch ein fernliegender Zweck jedesmal mit Sicherheit erreicht werden, wenn dieser mittels einer Serie physiologischer Wirkungen mit einem sehr naheliegenden Zwecke, welcher unmittelbar erreicht werden kann, in unabänderlicher Weise verkettet ist.

Es wäre dieses daher etwa so, als wenn ein Passagier in irgendeinem großen Hafen an der Stelle steht, wo links und rechts ein Ozeandampfer zur Abreise bereit liegen; ein einziger Schritt kann dann darüber entscheiden, ob er, nach Tagen oder Wochen, in Amerika oder in

Afrika landen wird: im ersteren Falle braucht er nur links zu gehen, im anderen Falle rechts. Aber auch, und das ist hier am wichtigsten: wenn er nach Amerika will, so muß er links gehen, weil er sonst sein Ziel nicht erreicht.

Das Auffinden von diesem naheliegenden Zwecke wäre dann der erste Schritt zu einer Erklärung des Erreichens von einem weit entfernten Erfolge; wir kommen weiter unten hierauf zurück.

Wenn schon zur Erklärung vom Zustandekommen jeder Reizbewegung unbedingt irgendeine Mitwirkung des Protoplasten zugezogen werden muß, so ist es von vornherein begreiflich, daß, wenn man auch die Bewegung des „Suchens“ erklären will, die Annahme eines noch tieferen Eingreifens der lebenden Substanz in den Vorgang, als bisher geschah, zur unbedingten Notwendigkeit wird. Doch steht diesem gegenüber, daß dann auch ein weiterliegendes Ziel erreicht werden kann. Etwas Neues ist solches jedoch nicht, weil ähnliche Anforderungen stets gestellt wurden und auch gestellt werden müßten, wenn die Fortschritte der Physiologie ein weiteres Eindringen in die Lebensäußerungen verlangte, wie aus folgender kurzer geschichtlicher Übersicht der Entwicklung der Lehre von den Pflanzenbewegungen hervorgehen kann.

Um die Zeit, als Sachs' „Experimentalphysiologie“ erschien (1865), war von einer eigentlichen, irgendwie aktiven, Beteiligung des Protoplasmas an den Bewegungen noch nicht die Rede; zuerst waren es damals Imbibition von Zellwand und Protoplasma, sowie Gewebespannung, welche dabei die Hauptrolle spielen sollten (wie z. B. noch, zwar etwas verspätet, in Hofmeisters „Die Lehre von der Pflanzenzelle“, 1867), während erst später Turgordifferenzen, als Ursache ungleichen Wachstums an entgegengesetzten Seiten, als Krümmungsursache betrachtet wurden.

Indessen lag auch dann dem Begriffe des Turgors eine weniger scharfe Definition zugrunde wie jetzt; noch in der 4. Auflage des bekannten „Lehrbuches“ von Sachs (1874) wird Turgor die „gegenseitige Spannung von Zellhaut und Zellinhalt“ genannt, welches also zwar vollkommen auch unseren jetzigen Ansichten entspricht, woraus aber nicht hervorging, welchen Anteil die verschiedenen Teile des Zellinhaltes (Protoplasma und Zellsaft), jedes für sich, daran hatten.

Kurz nachher, in 1877, konnte de Vries[1]) beweisen, daß die Rolle von Protoplast und Zellsaft beim Turgor eine grundverschiedene

1) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung usw. Leipzig 1877. Das Prinzip der gesonderten Bedeutung von Protoplast und Zellsaft beim Zustandekommen der Turgeszenz wurde von ihm jedoch schon vorher kurz aus-

ist: der Zellsaft zieht das Wasser in die Zelle hinein und liefert dadurch für sich allein die zur Ausdehnung erforderte Kraft; daß diese Lösung, trotz des herrschenden Druckes, in der Zelle eingeschlossen bleibt, ist möglich, weil dem protoplasmatischen Wandbelege die Eigenschaft zukommt, für gelöste Stoffe nicht, oder kaum, permeabel zu sein.

Zuerst wurde also der ganze Protoplast als Ursache dieser Semipermeabilität betrachtet, doch später, 1885[1]), gelang es de Vries zu zeigen, daß nur der inneren Wandschicht des Protoplasten, der Vakuolenwand oder dem Tonoplasten, die Eigenschaft der Semipermeabilität zukommt.

Dieser Fortschritt war auch für das Studium der Bewegungen, welche doch alle auf Turgeszenzänderungen beruhen, von größter Bedeutung.

Was nun die Untersuchungen über die Bewegungen selber betrifft, so hatte Frank[2]) (1870) den Transversalgeotropismus an Zweigen entdeckt, und dabei den Nachdruck darauf gelegt, daß hier nur von einem indirekten Zusammenhange zwischen Schwerkraft und Bewegung die Rede sein konnte, während Ciesielski[3]) (1872) bewies, daß auch beim positiven Geotropismus der Wurzeln die Schwerkraft nicht direkt beteiligt sein konnte. Die Annahme einer Mitwirkung der lebenden Substanz der Zellen war so zur Notwendigkeit geworden.

Diese Meinung war so sehr in Streit mit den damaligen Auffassungen, nach welchen man danach zu streben hätte, alle Lebenserscheinungen ausschließlich durch die zu der Zeit schon bekannten physikalischen und chemischen Naturgesetze zu erklären, daß die neuen Betrachtungen bisweilen schon als „vitalistische" bezeichnet wurden, wohl nicht um sie dadurch schon als sehr wahrscheinlich zu empfehlen.

Allmählich gewann jedoch die neue Ansicht die Überhand, und es entstand die Überzeugung, daß der Protoplast den autonomen Bestandteil der Zelle darstellt und daß äußere Umstände zuerst auf ihn und nachher durch ihn auf die Lebensäußerungen einwirken. Von „Vitalismus" war dabei dann also nicht mehr die Rede, ebensowenig wie jetzt[4]).

---

einandergesetzt, so in: Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. Archives Neerlandaises 1871, T. 4, p. 117.

1) Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuole. Jahrb. f. wiss. Botanik 1885, Bd. 14, S. 465.

2) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen usw Leipzig 1870.

3) Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzel. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1872, Bd. I, 2, S. 1.

4) Am Schlusse ähnlicher Beobachtungen sagt Oltmans (Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917, Jahrg. 9, S. 337): „Die zweite erfordert verwickeltere Vor-

Inzwischen brachten die stets zahlreicher werdenden Einzeluntersuchungen ein ständig wachsendes Tatsachenmaterial, welches zeigte, nicht nur, daß sehr verschiedene Reize auf Pflanzenteile einzuwirken vermögen, doch außerdem, daß dieselbe Zelle oder dasselbe Organ zu gleicher Zeit für mehr als einen Reiz empfindlich sein kann. Diesem Ergebnis der Experimentalforschung konnte damals jedoch von anatomischer Seite keine Stütze geboten werden.

In 1892 wurde ein erster Schritt in dieser Richtung getan, oder vielmehr wurde die erste theoretische Grundlage zu einem solchen Schritte gelegt. Es war Noll[1]), der darauf hinwies, daß die mit dem Geotropismus zusammenhängenden Probleme ihrer Lösung um vieles näherkommen würden, wenn es gelänge, auch in der Pflanze Vorrichtungen, ähnlich denen, durch welche die Tiere, nach damals erst vor kurzem (1887) erworbenen Erfahrungen, die Richtung der Schwerkraft zu perzipieren vermögen, aufzufinden.

Für eine solche Richtungsperzeption war, nach Noll, unbedingt notwendig, erstens: „Statolithen“, welche, in einem Medium mit abweichendem spezifischen Gewichte liegend, der Schwerkraftwirkung stets gehorchen würden, zweitens: ein für Druck empfindlicher Protoplasmateil in der „Statozyste“, welcher jede Lageveränderung der Statolithen anzuzeigen vermöchte.

Über die Statolithen konnte Noll damals keine Aufklärung geben, doch was den Druckreiz anbetrifft, mußte er aus theoretischen Gründen darauf hinweisen, daß, während das statische Organ der Tiere meistens durch sehr komplizierte und hochdifferenzierte Teile dargestellt wird, es bei den Pflanzen nur aus einer einzigen Zelle bestehen kann. Dementsprechend weist er die als unbeweglich betrachtete hyaline Hautschicht des Protoplasten als den Sitz der Reizbarkeit an, doch betont er dabei ausdrücklich (S. 18), daß auch diese Empfindlichkeit nur dann zu einer Richtungsperzeption führen kann, wenn sie an verschiedenen Stellen der Hautschicht eine ungleich große ist.

Dieses zeigt also wiederum, wie eine tiefer eindringende Erklärung der geotropischen Erscheinungen einen immer weiteren Anspruch auf die Mitwirkung des Protoplasten nötig macht, so daß diesmal selbst die Hypothese der strengen Lokalisierung einer Eigenschaft (Reizbarkeit) in einem bestimmten Plasmateile verlangt und selbst dort noch, stellenweis begrenzte, Quantitätsdifferenzen in Reizbarkeit erheischt; es ist klar, daß

stellungen; sie mag für manchen — nicht für mich — an das Psychische grenzen. Wenn aber Tatsachen reden, muß man folgen . . .“

1) F. Noll, Über heterogene Induktion usw. Leipzig 1892.

dadurch an die Differenzierung im Plasmakörper wohl sehr hohe Ansprüche gestellt werden, so hoch, daß wir uns das „wie“ auch jetzt noch nicht oder kaum vorstellen können.

Durch diese Betrachtungen stellte Noll also theoretisch fest, daß Statolithen, in Statozysten gelegen, auch bei der Pflanze zum Empfinden der Schwerkraftrichtung führen können, doch fehlte es ihm an jedem Anhaltspunkte betreffs dem tatsächlichen Vorkommen solcher Zellen. Erst in 1900 wurde von Nemeč und Haberlandt, zu gleicher Zeit, von ersterem für Wurzeln, von letzterem für Stengel, die in bestimmten Zellen sich vorfindenden, beweglichen Stärkekörner als „Statolithen“ angewiesen[1]).

Obwohl die „Statolithentheorie“ vielleicht noch nicht als völlig bewiesen gelten mag, so hat sie doch schon so viel Aufklärung gebracht in unsere Auffassungen, daß sie nicht ohne weiteres zur Seite geschoben werden darf; sie jetzt völlig abzuweisen, wäre eine Rückkehr zur völligen Unwissenheit, was diesen Punkt anbetrifft, von vor 1892. Es wäre dieses um so bedauernswerter, weil jetzt nichts anderes an ihre Stelle gesetzt werden könnte.

Dieses wird hier darum so nachdrücklich erwähnt, weil alle unsere weiteren Betrachtungen gänzlich auf dem Vorkommen von Statozysten in der Pflanze beruhen. Wie diese Statozysten gebaut sind, wäre vollkommen gleichgültig, wenn sie nur ihre physiologisch erforderte Eigenschaft, die Schwerkraftrichtung zu perzipieren, besitzen.

Die Anforderungen, welche Noll an den Protoplasten der ihm damals noch unbekannten Statozysten stellte, wurden von Haberlandt und Nemeč vollständig übernommen, weil sie, auch für den inzwischen aufgefundenen Statozysten, als völlig unumgänglich erkannt wurden.

Aus dieser kurzen Übersicht geht also hervor, wie sehr jeder Fortschritt unserer experimentellen Kenntnisse der geotropischen Bewegungen zu neuen, immer komplizierteren Hypothesen über die Vorgänge im Protoplasten führte; sie wurden jedoch als notwendig anerkannt und daher ohne den geringsten Widerstand in die Physiologie einverleibt.

Wenn nun unsere Kenntnisse sich noch mehr ausdehnen und wenn diese wiederum neue Auffassungen über das Mitwirken des Protoplasten und dementsprechend neue Hypothesen verlangen, wird man also auf

---

1) Hier wird stets von „spezifisch schwereren Statolithen“ (meistens wohl Stärkekörner) und von ihrem „Heruntersinken“ gesprochen werden; es geschieht dieses jedoch nur der Einfachheit wegen und schließt die Möglichkeit, daß, wie bei einzelnen Tieren, auch spezifisch leichtere Körperchen, welche also hinaufsteigen, in bestimmten Fällen die Rolle von Statolithen übernehmen können, nicht im geringsten aus.

Grund des geschilderten Entwicklungsganges nicht das Recht haben, solche von vornherein abzuweisen, falls sie uns nur zu tiefergehenden Erklärungen führen [1]).

Aus obigen Betrachtungen geht also ohne Zweifel hervor, daß ein genügend begründetes mehr und mehr Inanspruchnehmen der Tätigkeit des Protoplasten auch jetzt keinesfalls als ein Versuch zur Einführung irgendeiner „vitalistischen" oder selbst „neo-vitalistischen" Grundlage in der Pflanzenphysiologie aufgefaßt werden darf, um so weniger, als es doch nur eine weitere Stufe in der Entwicklung unserer physiologischen Denkweisen darstellt, wobei allein die sonst überall gültigen, noch bei weitem nicht genügend bekannten, Gesetze der Physik und Chemie, aber nur in höchst verwickelten Kombinationen, zur Anwendung gebracht werden.

---

1) Ich kann nicht umhin, hier darauf hinzuweisen, daß wohl keiner den wohltätigen Einfluß der Hypothesen auf die Entwicklung unseres Könnens und Wissens in kräftigeren, schöneren Worten geschildert hat, wie Maeterlinck in seinem berühmten Werke: „La vie des abeilles", aus welchem ich hier folgendes zitieren möchte (Livre VII, Ch. VII):

„Néanmoins, quand on ne peut savoir la vérité d'une chose, il est bon qu'on accepte l'hypothèse qui, dans le moment ou l'hasard nous fait naître, s'impose le plus impérieusement à la raison. Il y a à parier qu'elle est fausse, mais tant qu'on la croit vraie, elle est utile, elle ranime les courages et pousse les recherches dans une direction nouvelle. A première vue, pour remplacer ces suppositions ingénieuses, il semblerait plus sage de dire simplement la vérité profonde, qui est: qu'on ne sait pas. Mais cette vérité ne serait salutaire que s'il etait prouvé qu'on ne saura jamais. En attendant elle nous maintiendrait dans une immobilité plus funeste que les plus fâcheuses illusions. Nous sommes ainsi faits que rien ne nous entraine plus loin ni plus haut que les bonds de nos erreurs. Au fond, le peu que nous avons appris, nous le devons toujours à des hypothèses, toujours hasardeuses, souvent absurdes et pour la plupart moins circonspectes que celles d'aujourd'hui. Elles étaient peut-être insensées, mais elles ont entretenu l'ardeur de la recherche."

Diese „Sprünge" (Hypothesen), durch welche also unsere Kenntnisse von Wachstum und Bewegung in so hohem Maße gefördert wurden, wären nach dem vorhergehenden daher:

1. Imbibition der Zellwände (Hofmeister),
2. Mitwirken der lebenden Substanz (Ciesielski, Frank),
3. Spannung zwischen Zellwand und Inhalt (Sachs),
4. getrennte Wirkung von Zellsaft und semipermeabelem Protoplasten, resp. Vakuolenwand (de Vries),
5. Zellen, Statozysten, mit einem, durch Schwerkraft verschiebbaren, Gegenstand, Statolith (Noll).

Ungeachtet aller dieser Hypothesen haben wir das Endziel jedoch noch nicht erreicht.

Vielleicht könnte hier, beispielsweise, auf meinen Versuch, die Mitwirkung lebender Zellen bei der Wasserbewegung zu erklären[1]), hingewiesen werden, weil ich darin das Auftreten der Druckerscheinung beim Wurzeldruck usw. auf verschiedene bekannte Wirkungen zurückzuführen versuchte. Ob dieser Erklärungsversuch der richtige ist, mag jetzt dahingestellt bleiben; hier wird er nur zitiert, um zu zeigen, daß es beim Weiterschreiten unserer Kenntnisse (in casu über Kolloide, Fermentwirkungen usw.) in einem bestimmten Momente gelingen kann, durch Kombinationen der neuesten Erfahrungen anderer Wissenschaften, zu einer ungezwungenen, neuer Hypothesen nicht bedürftigen, Erklärung eines bisher ziemlich unbegreiflichen Vorganges zu gelangen. Ähnliches wäre ohne Zweifel auch jetzt schon bei einzelnen anderen Lebenserscheinungen zu erreichen, wenn es nur versucht würde, obwohl gewiß in den meisten Fällen unsere Kenntnisse noch viel zu dürftig sind, um zu erwarten, daß jetzt schon ähnliche Versuche stets Erfolg haben würden. So z. B. wissen wir von Kolloiden im allgemeinen, und im besonderen von dem so außerordentlich komplizierten kolloidalen Protoplasma, noch viel zu wenig, um selbst vermuten zu können, welche Aufklärungen über verschiedene Lebenserscheinungen uns schon eine nähere Einsicht in ihre Eigenschaften zu verleihen vermag.

Aber ebensowenig wie wir vor 25 Jahren eine Ahnung haben konnten von ähnlich gestalteten Lösungen verschiedener Probleme, ebensowenig vermögen wir jetzt zu vermuten, was vielleicht schon nach abermals 25 Jahren gelingen kann. Und, solange die Hilfswissenschaften fortschreiten, solange möchte mir der Streit „Vitalismus“ (resp. „Neovitalismus“) oder „Nicht-Vitalismus“ gänzlich verfrüht erscheinen.

In dieser Beziehung soll man sich dann ebenfalls klar machen, daß eigentlich kaum je versucht wurde, das Eingreifen des Protoplasmas in bestimmte Vorgänge zu analysieren und daß wohl eben daher sehr gewöhnlich auftretende Erscheinungen fast als ganz natürliche Ereignisse aufgefaßt werden. Dieses kommt jedoch nur dadurch, daß man es nie versuchte, sie zu ergründen. Sobald man sich aber an ihre Erklärung heranmacht, dann erst lernt man einsehen, wie äußerst schwierig selbst die nächstliegenden Fragen sich gestalten und überzeugt man sich leicht, daß sie ohne neue Hilfshypothesen einer Lösung keinen Schritt näher zu bringen sind; man denke z. B. nur an Protoplasmabewegung, Kern- und Zellteilung, Zilienbewegung, Polarität der Zelle und so viele andere mehr.

---

1) J. M. Janse, Die Wirkung des Protoplasten in den Zellen, welche bei der Wasserbewegung beteiligt sind. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. 52, S. 603.

So geht es eigentlich jetzt noch in bezug auf die Suchbewegungen; die letzte Hypothese von Noll ist seit Jahren völlig ausgenutzt und dennoch liegen ganz prinzipielle Eigentümlichkeiten, welche bei den Bewegungen zu beobachten sind, völlig unerklärt da. Dieses beweist, daß das Aufstellen einer neuen Hypothese jetzt nicht mehr umgangen werden kann und daß es daher nur darauf ankommt, ausfindig zu machen, nach welcher Richtung diese zu suchen wäre.

Indem wir auf diese Frage weiter unten zurückkommen, wollen wir zuerst auch die übrigen Suchbewegungen kurz betrachten.

Mit den Statozysten hätte man also das erste Reizorgan, auf Schwerkraftwirkung eingestellt aufgefunden; es ist begreiflich, daß nachher auch nach ähnlichen Organen für andere Reize geforscht wurde. Es war Haberlandt, der dann auch, kurz nachher, ein solches Sinnesorgan, jetzt für den Transversalheliotropismus, entdeckte[1]).

Was diese Entdeckung anbetrifft, sei hier nur daran erinnert, daß seine „Linsentheorie" zwei, bisher völlig getrennt dastehende Erfahrungen in glücklichster Weise in Verbindung bringt, und zwar erstens, daß die transversal-heliotropischen Blätter nur dann in Ruhe verkehren, wenn sie vom einfallenden Lichtbündel senkrecht getroffen werden, und zweitens, daß nur solche Blätter eigentümlich geformte Epidermiszellen aufweisen, welche, als konvexe Linsen funktionierend, das einfallende Strahlenbündel auf die Hinterwand zu einem kleinen, intensiveren Flecken konzentrieren.

Eine andere Erklärung des Zusammenhanges dieser Tatsachen liegt überhaupt nicht vor, und so muß der bekannten Haberlandtschen Erklärung eine große Wahrscheinlichkeit zuerkannt werden.

Seit 1905 würden uns daher zwei Sinnesorgane bekannt sein; seitdem sind wir jedoch nicht weiter gekommen.

Unbegreiflich bleiben uns daher noch immer: positiver und negativer Heliotropismus, Hydrotropismus, Chemotropismus, Rheotropismus und wie viele ähnliche mehr.

Man könnte nun versucht sein, für jede dieser Krümmungen ein gesondertes Sinnesorgan zu erwarten, und so meinte dann auch Noll (S. 54), daß die Zahl der empfindbaren Reizkategorien durch die Zahl der spezifischen Sinnesstrukturen gegeben sein müsse.

Diese Auffassung möchte ich jedoch nicht unterschreiben, denn wenn man bedenkt, daß vielmals verschiedene solcher Strukturen zu gleicher Zeit in derselben Zelle vorkommen müssen, daß die Reaktion das eine Mal in der einen, das andere Mal in der entgegengesetzten

---

1) G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.

Richtung stattfindet, daß zu jeder Struktur wohl eine eigene Reizleitung gehören sollte usw., dann wird es deutlich, daß alles dieses zusammen zu einem so verwickelten Ganzen führen müßte, daß dessen Verwirklichung darum schon von vornherein viel Unwahrscheinliches an sich hat.

Wenn man dagegen bedenkt, daß es bei wissenschaftlichen Problemen nicht selten vorkommt, daß äußerst verwickelte Fragen, wenn man sie von einer neuen Seite beleuchtet oder bei ihrer Betrachtung von einem anderen Standpunkt ausgeht, mit einem Male eine viel einfachere Gestaltung annehmen, so scheint es zumal in diesem Falle angewiesen, vorher zu versuchen, einen anderen Ausgangspunkt aufzufinden, in der Hoffnung, auch dadurch eine erhebliche Vereinfachung der Auffassungen zu erzielen.

Wünscht man diesen Weg einzuschlagen, so kommt es also zuerst darauf an, zu bestimmen, in welcher Richtung dabei nach einem neuen Anhaltspunkte zu suchen wäre; mir will es scheinen, daß uns wiederum die geschichtliche Entwicklung der Reizphysiologie dabei wichtige Hilfe leisten könnte.

Als man allmählich entdeckt hatte, daß verschiedene Reize auf Pflanzenteile einwirken und sie zu Krümmungen veranlassen, schien es ohne weiteres selbstredend, daß alle jene Reize unter sich gleichberechtigt waren, und auch jetzt noch werden sie meistens als solche betrachtet.

Aus dem nachfolgenden möge jedoch hervorgehen, daß zu dieser Auffassung eine genügende Veranlassung fehlt, und daß im Gegenteil dem Schwerkraftreiz eine weit wichtigere Rolle zuerteilt werden muß, wie allen übrigen.

Schon in 1868 hat Hofmeister[1]), sich stützend auf eine große Anzahl von Beobachtungen, vielfach durch Rotationsversuche unterstützt, zu zeigen versucht, welche überwiegende Bedeutung gerade die Schwerkraft für die morphologische Ausbildung verschiedenster Pflanzen hat.

Als wichtige Beispiele davon zitiere ich hier nur die folgenden:

bei symmetrischen Pflanzenteilen steht die Symmetrieebene stets vertikal; trifft solches in einzelnen Fällen nicht zu (Blüten), so bildet doch die Infloreszenz ein symmetrisches Ganze, wiederum mit vertikaler Symmetrieebene (S. 580);

die in der Knospe nach oben gerichteten Blatt- oder Stipularhälften sind im Wachstum bevorzugt (S. 583);

die Blätter sind an Seitenzweigen stets schief an der Achse angeheftet (S. 586);

1) Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868. § 23.

die Gramineen zeigen eine von Blatt zu Blatt wechselnde Rollungsrichtung der Scheiden (S. 588);

in an Seitenzweigen stehenden Knospen, in welchen die Blätter zusammengefaltet sind, liegen die Mittelrippen stets nach unten (S. 591);

die Antidromie (Gegenläufigkeit) der Blattspiralen an einander gegenüberstehenden Seitenzweigen (S. 613), sowie auch die Stellung des ersten oder der beiden ersten gegenüberstehenden Blätter an Seitenzweigen (S. 620).

Kurz nachher konnte Frank[1]) beweisen, daß die mehr oder weniger genau wagerechte Stellung von Zweigen und Lebermoosthalli auf eine eigentümliche Reaktion auf der Schwerkraft, auf Transversalgeotropismus, beruhen, welche Wirkung von Elfving[2]) ebenfalls als Ursache des horizontalen Weiterwachsens der Rhizomspitzen erkannt wurde.

Vöchting[3]) bewies die Wirksamkeit des Geotropismus beim Bestimmen der Stellung verschiedener Blüten, und das nämliche konnte Noll[4]) später noch für die Blumen mancher anderer Pflanzen nachweisen, während Frank (l. c., S. 64) schon früher zur Überzeugung gelangt war, „daß auch die natürlichen Stellungen der Blätter an den horizontalen Zweigen, bei Nadelhölzern sowohl wie bei Laubhölzern, durch die Schwerkraft allein bewirkt werden können".

Einen weiteren sehr großen Schritt tat Noll[5]) abermals, als es ihm gelang, zu zeigen, daß auch das Winden auf geotropischer Reizung, auf Lateralgeotropismus, beruht.

Inzwischen hatte sich auch auf anderem Gebiete der Physiologie die große Wichtigkeit der Schwerkraft für das Pflanzenleben erwiesen, indem A. Fischer[6]) zu zeigen vermochte, daß nicht alle Schlafbewegungen der Blätter in derselben Weise zustande kommen; er konnte die Pflanzen in zwei Gruppen, die „auto-nyktitropen" und die „geo-nyktitropen", einteilen, je nachdem die Schwerkraft als Veranlassung der Bewegung keine, oder im Gegenteil eine hervorragende Rolle spielt; die Änderung der Lichtintensität bildet in allen jenen Fällen zwar die direkte Ver-

---

1) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870.

2) Über einige horizontalwachsende Rhizome. Arb. bot. Inst. Würzburg 1880, Bd. 2, S. 489.

3) Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

4) Über die normale Stellung zygomorpher Blüten usw. Arb. bot. Inst., Würzburg, Bd. 3; I, 1883 und II, 1887.

5) Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

6) Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitg. 1890, S. 711.

anlassung zum Eintritt der Bewegung, doch wird bei den geo-nyktitropen die Bewegung selber völlig von der Schwerkraft beherrscht.

Schließlich scheint es wahrscheinlich, daß dem Schwerkraftreize selbst beim Wachstum von Stengeln und Wurzeln eine Rolle zuerkannt werden muß, weil er eine allseitig gleiche Ausdehnung hervorrufen würde[1]). Es wäre dieses um so wichtiger, als dann alle Bewegungen, welche auf Wachstum beruhen, ebenfalls und ohne weiteres, unterm Einfluß des Schwerkraftreizes stehen würden.

Wenn nun die Geschichte also zeigt, wie sehr der Schwerkraftreiz allmählich an Wichtigkeit gewonnen hat, so lehrt sie demgegenüber auch, daß von einer gleichzeitigen Zunahme an allgemeiner Wichtigkeit bei den sonstigen Reizen nicht nur nichts zu bemerken ist, sondern selbst daß diese abnimmt. So zumal, was den zweiten Hauptreiz, das Licht, anbetrifft: es wurde nicht nur bemerkt, daß negativer Heliotropismus verhältnismäßig sehr selten vorkommt, viel seltener als von vornherein vermutet werden konnte, sondern auch ging für ihn die Wirkung als Orientierungsreiz bei der großen Gruppe der Geonyktitropen gänzlich verloren.

Die übrigen Reize blieben, ganz wie zuvor, den beiden genannten gegenüber auch später völlig im Hintergrunde.

Es geht hieraus wohl zur Genüge hervor, daß die Schwerkraft selbst dem Lichte gegenüber im Reizleben der Pflanzen bei weitem die wichtigste Rolle spielt. Dieser Vorrang der Schwerkraft wäre außerdem, von rein biologischem Standpunkte betrachtet, sehr begreiflich: Wenn nämlich eine festsitzende Pflanze sich ihrer Umgebung gegenüber zu orientieren hat, so braucht sie dazu an erster Stelle einen stets zuverlässigen Reiz; welcher nun ist in Richtung sowie in Intensität konstanter als die Schwerkraft und welcher dagegen, ebenfalls in Richtung wie in Intensität, wechselnder, als das Licht? Als allgemeiner, primitiver Orientierungsreiz müßte ersterer also wohl den für die Pflanze von vornherein am meisten zweckentsprechenden Reiz darstellen.

Wenn nun also, bis in den letzten Jahren, unsere Einsicht in der Wichtigkeit des Schwerkraftreizes fortwährend zugenommen hat, so gibt uns nichts das Recht, zu vermuten, daß wir gerade jetzt schon alles damit Zusammenhängende ergründet hätten.

Wie es jedoch auch sei, jetzt ist es wohl nicht mehr erlaubt, dem Lichtreiz eine gleich große Wichtigkeit wie dem Schwerkraftreize bei-

---

1) J. M. Janse, Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. 61, S. 590.

zumessen. Damit verliert dann aber auch die Auffassung, daß, weil die Schwerkraft ein eigenes Sinnesorgan aufzuweisen hat, ein solches auch für das Licht zu erwarten wäre, gänzlich an Bedeutung. Hiermit stimmt dann außerdem der, zwar negative, Befund überein, daß, trotz emsigen Suchens, kein Sinnesorgan für den sonst doch wichtigen positiven und negativen Heliotropismus aufgefunden wurde; auf den Transversalheliotropismus kommen wir später ausführlich zurück bei der speziellen Besprechung dieser Erscheinungen (Abschnitt I).

Da es daher kaum mehr zu erwarten ist, daß ein Suchen nach einem neuen Sinnesorgan einen günstigen Erfolg haben wird, wäre es angewiesen, sich nach einem anderen Ausgangspunkte, welcher bessere Resultate verspricht, umzusehen.

Ein solcher könnte nun z. B. darauf beruhen, daß angenommen wird, daß die nichtgeotropischen Reize nicht unmittelbar, jeder für sich, auf etwaige, zur Perzeption dieser Reize bestimmte, Sinneszellen einwirken, sondern daß sie ebenfalls nur in den Statozysten perzipiert werden und nur dahin wirken, den Effekt des Schwerkraftreizes zu modifizieren.

Was die Erklärung der Suchbewegungen selber anbetrifft, so wären an ein solches Verhalten mehrere Vorteile gebunden, z. B.:

erstens würde die Pflanze nur ein einziges Perzeptionsorgan, für alle Reize zusammen, brauchen, bzw. die Statozyste;

zweitens würde in der Pflanze nur ein einziger Reiz fortgeleitet werden;

drittens ist es ohne weiteres klar, daß alle Reize stets eine gleiche Reaktion, hauptsächlich in einem einseitig beschleunigten Längenwachstum bestehend, veranlassen müssen.

Eine solche Auffassung ist nicht neu, sondern nur scheinbar gänzlich vergessen; verschiedene Forscher, wie Stahl und Noll, haben nicht nur experimentell festgestellt, daß ein Organ, auf das Schwerkraft und Licht zu gleicher Zeit einwirken, sich nicht immer auf die Resultante beider Reize, wenn diese gesondert gewirkt hätten, einstellt, doch hat Noll daraus schon den Schluß gezogen[1]): „Der Lichtreiz ist nicht . . . mit dem Bewegungsvorgang verkettet, sondern hat als Resultat nur die Umlagerung der geotropischen Struktur; damit ist sein Wirkungskreis abgeschlossen". Weiter ausarbeiten konnte er diesen Gedanken damals jedoch nicht, weil bei ihm die „geotropische Struktur" noch von ganz hypothetischer Art war und ihm so jeder weitere Anknüpfungspunkt fehlte.

1) Heterogene Induktion 1892, S. 55.

Wenn in den letzten Jahren die Wichtigkeit der Statolithentheorie für die Pflanzenphysiologie vielleicht etwas weniger gewürdigt wird, als kurz nach ihrem Erscheinen, so möchte dieses nicht so sehr daher rühren, daß neue Untersuchungen das Recht gaben, an ihrer Anwendbarkeit zu zweifeln, sondern vielmehr daher, daß ihre Weiterentwicklung ins Stocken geriet, so daß sie zur weiteren Lösung der betreffenden Erscheinungen nicht mehr ausreichte. Die Physiologie verlangte also etwas Neues, um darauf weiter bauen zu können.

Hoffentlich wird es nun aber dieser Arbeit gelingen, das Vertrauen auf den Nutzen und auf die Fruchtbarkeit jener Hypothese neu zu beleben, wenn es erhellt, daß sie, nach notwendig gewordener Ausdehnung, noch viel mehr zu bringen imstande ist, als vorher vermutet werden konnte.

Wenn hier also versucht werden wird, die vielen hierbei in Betracht kommenden Fragen neu zu beleuchten, so befinde ich mich einigermaßen in ähnlicher Lage, in welcher Noll sich damals, in 1892, befand: In der Erwartung, daß spätere Untersuchungen die erforderliche anatomische Grundlage für seine „geotropische Struktur" verschaffen würden, hat er inzwischen schon unternommen, unter Zuhilfenahme seines Schemas, die Anwendbarkeit und Brauchbarkeit seiner hypothetischen Statozysten zur Erklärung der geotropischen Bewegungen zu beweisen und so den Weg zur Lösung scharf anzugeben. Durch die Untersuchungen von Haberland und Nemeč (1900) wurden alsdann seine Erwartungen in Erfüllung gebracht. Wenn ich nun hier weitergehe und annehme, daß die Pflanze nur ein einziges Sinnesorgan besitzt, bzw. für die Schwerkraft, auf welches aber auch alle sonstigen Reize einwirken können, und wenn dazu ein bestimmtes neues Schema aufgestellt wird, so geschieht dieses ebenfalls in der Erwartung, daß spätere Untersucher auch für unser physiologisches Schema die anatomische Grundlage nachweisen werden und so zeigen, daß es gleichfalls auf reellem Boden beruht.

Bevor wir nun dazu übergehen, unser Schema vorzuführen, wollen wir zuerst die neue, sich als notwendig ergebende, ausgedehntere Hypothese aufstellen und besprechen.

Unsere neue Hypothese zerfällt in 4 Unterhypothesen:

1. Die Reizbarkeit für Druck ist, in den Statozysten, an einer bestimmten Stelle des Protoplasten (dem „Mittelfelde") eine maximale und nimmt von dort ringsherum gleichmäßig ab; ob sie an der gegenüberliegenden Seite $= 0$ oder nur gering ist, wäre unwesentlich.
2. Ein Pflanzenteil ist nur dann in Ruhe, wenn die Stelle maximaler Erregbarkeit gereizt wird.

3. Die Stelle maximaler Reizbarkeit hat, der Zellwand gegenüber, keine fixe Lage, sondern sie kann, durch bestimmte Einwirkungen, eine, aber immer langsame, Verschiebung erfahren.
4. Die Bewegung des Pflanzenteils findet stets in der Weise statt, daß dabei die Intensität des Reizes in jedem Augenblick die schnellste Steigerung erfährt (d. h. also Bewegung der Statolithen in der Richtung vom Maximum-gradient).

Zur Erläuterung dieser Unterhypothesen möge folgendes dienen:

ad 1. Die erstere umschreibt genau die Art der Verteilung der Erregbarheit im Protoplasten der Statozyste; sie verlangt die Anwesenheit einer Maximalstelle, von wo aus die Reizbarkeit ringsherum regelmäßig bis zu einem an der entgegengesetzten Seite liegenden Minimum abnimmt; das Minimum kann $= 0$ sein, aber braucht es nicht zu sein.

Daß derselbe Protoplast an verschiedenen Stellen einen Unterschied in Reizbarkeit aufweisen kann, wurde nicht nur von Noll, sowie auch von Haberlandt und Nemeč angenommen, doch wurde es z. B. von Engelmann[1]) bewiesen, daß bei Euglena und wahrscheinlich auch bei Schwärmsporen, nicht der hintere grüne Teil die lichtempfindliche Stelle darstellt, sondern daß diese Reizbarkeit nur dem ungefärbten Protoplasma an der Spitze, oder sonst dem darin liegenden roten Augenfleck, zukommt[2]).

ad. 2. Diese Annahme ist der Nollschen[2]), daß nur bei Berührung der nichtreizbaren Stelle Bewegung ausbleibt, gerade entgegengesetzt. Dieser Gegensatz wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß es nicht logisch war, aus dem Ausbleiben einer Reaktion sofort auf ein Fehlen jeder Reizung zu schließen. Es können doch immer Umstände eintreten, welche, nach stattgefundener Erregung, das Zustandekommen einer sichtbaren Reaktion verhindern. Letzteres ist nun tatsächlich der Fall, wenn man von unserer Hypothese ausgeht. Es ist doch deutlich, daß bei Druck auf die Stelle maximaler Erregbarkeit jede Krümmung ausbleiben muß, weil um diesen Punkt herum die Art der Reizverteilung nach allen Richtungen dieselbe ist, so daß der gereizte Pflanzenteil keine Veranlassung hätte, sich eher nach der einen als nach der anderen Richtung zu biegen, und daß er daher gerade bleiben muß. Umgekehrt würde das Geradebleiben auch beweisen, daß die Maximalstelle gereizt wird, denn, wenn auf einem anderen Teile der Druck lasten würde, so wäre die Reizverteilung um

1) Pflügers Archiv für Physiologie 1882, Bd. 29, S. 396.
2) Vgl. Oltmans, Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917, Bd. 9, S. 309.

diese Stelle herum nicht nach allen Richtungen dieselbe und könnte das Organ daher nicht in Ruhe bleiben (4. Unterhypothese).

Zwar wäre auch bei Reizung der am wenigsten erregbaren Stelle die Reizverteilung ringsherum wieder die gleiche, aber dann müßte dennoch, ebenfalls nach unserer vierten Unterhypothese, Bewegung eintreten, weil dann jede Krümmung gerade eine Steigerung des Reizes zur Folge haben würde.

Nach unserer wie auch nach der Nollschen Hypothese veranlaßt Reizung zum Schluß an bestimmter Stelle eine Verstärkung des Wachstums; diese ist, bei seitlichem Reize, einseitig und führt daher zu einer Krümmung. Wenn nun aber der Ruhestand mit der stärksten Reizung zusammen geht, so muß wohl ebenfalls angenommen werden, daß auch bei dieser Reizung Wachstumsbeschleunigung hervorgerufen wird, welche dann jedoch, weil sie nicht zu einer Krümmung führt, nur eine allseitig gleiche sein kann[1]).

Durch diese Auffassung würde dann also auch das verstärkte Längenwachstum unter den Bereich des Schwerkraftreizes gelangen, und dadurch müßten weiter alle sonstigen Bewegungen, welche in ungleicher Wachstumsbeschleunigung innerhalb der Wachstumszonen ihre Veranlassung finden, damit ebenfalls zusammenhängen.

Von allgemeinem reizphysiologischen Standpunkte aus könnte gegen diese Unterhypothese vielleicht die Einwendung gemacht werden, daß auf konstanten Reiz Ermüdung und dadurch unvollkommene Reaktion des Pflanzenteiles folgen müsse, und daß eine ununterbrochene Reizung der Maximalstelle demnach doch nicht zum Ziele führen würde.

Demgegenüber können jedoch folgende Tatsachen angeführt werden:

Erstens hat Darwin gezeigt, daß kein Pflanzenteil beim Wachsen stets genau gerade bleibt, sondern daß die Spitze fortwährend geringe Schwankungen nach allen Richtungen ausführt, um eine Achse, welche die definitive Wachstumsrichtung darstellt. Diese „Zirkumnutation" kann man als Folge einer unvollkommenen Reaktion der wachsenden Stelle auf die das Wachstum beeinflussenden Faktoren auffassen, wie ich schon früher kurz erwähnte (vgl. Reizwirkung usw., S. 607).

Ein solches fortwährendes Hin- und Herschwanken, wie gering es auch sei, muß zur Folge haben, daß die Statolithen einen stets wechselnden Druck auf eine bestimmte Stelle ausüben werden und daß so ein Ermüden umgangen wird.

---

1) Vgl. auch meine Arbeit: Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. 61, S. 602.

Zweitens, weil die Statozysten in Stengeln und Wurzeln sich in den wachsenden Geweben befinden, werden auch sie stets neu gebildet, so daß jede einzelne Statozyste nur eine bestimmte Zeit zu funktionieren braucht. Was die Kalyptra angeht, ist es schwierig, genauere Angaben darüber zu bekommen, wie schnell die Statozysten durch neue ersetzt werden, doch bei Stengeln, wo das tägliche Wachstum so groß oder selbst größer sein kann wie die Länge der Wachstumszone, müssen stets innerhalb 24 Stunden alle Statozysten völlig durch neue ersetzt sein. Außerdem will es bisweilen scheinen, als wenn es zumal die jüngeren Statozysten sind, welche den größten Einfluß auf die Bewegungen ausüben, so daß auch dadurch die Zeitdauer ihrer Wirkung verkürzt würde.

ad 3. Die Annahme, daß der reizbare Teil des Protoplasten als Ganzes der Zellwand gegenüber verschiebbar gedacht wird, eröffnet erstens eine viel einfachere Einsicht in bestimmte verwickelte Bewegungen, wie es bei der speziellen Besprechung (Abschnitt II) hervorgehen wird, und ermöglicht außerdem, bisher unerklärte Erscheinungen in einfachster Weise den Bewegungen anzuschließen.

Diese Verschiebbarkeit soll so aufgefaßt werden, daß sie nur durch ganz bestimmte Veranlassungen zustande kommt und stets nur langsam verläuft.

Die Art und Weise wie die Verschiebung vor sich ginge, möchte vielleicht an die bekannte Chlorophyllbewegung, welche durch wechselnde Lichtintensitäten veranlaßt wird, erinnern; auch hierauf werden wir später zurückkommen.

ad 4. Diese letzte Unterhypothese soll uns die Erklärung bringen, erstens, warum ein Pflanzenteil, der aus seiner Ruhelage gebracht wird, darin überhaupt wieder zurückzukehren versucht und zweitens, warum er dabei gerade den kürzesten Weg einschlägt; die Hypothese Nolls kann keine Antwort auf diese beiden Fragen verschaffen.

Wenn dagegen die Reizbarkeit im erregbaren Teil des Protoplasten derart verteilt ist, wie in der ersten Unterhypothese angenommen, so muß unbedingt ein fortgesetztes Suchen nach stärkster Reizsteigerung schließlich zur Folge haben, daß der Pflanzenteil in einer flachen Ebene sich krümmt und so den kürzesten Weg einschlägt. In keiner anderen Weise wäre, wie mir scheint, ein solcher Erfolg zu erzielen, und so kann auch die Annahme des Aufsuchens der Maximalreizung[1]) nicht umgangen werden, wenn eine vollständige Erklärung der längst bekannten Erscheinungen verlangt wird.

1) „Maximal“-Reizung ist hier selbstverständlich gleichbedeutend mit: „unter den gegebenen Umständen stärkste“ Reizung.

Dieses Erzielen der Maximalreizung wäre dann, für die Suchbewegungen, jener „naheliegende Zweck", welcher unabänderlich zum Erreichen des weitentfernten Zweckes führen muß, über welchen oben (S. 221) in bezug auf teleologische Erklärungen gesprochen wurde.

Zur Unterstützung dieser Annahme könnte darauf hingewiesen werden, daß, als die Physiologie früher vor die Lösung einer etwas ähnlichen Frage gestellt wurde, sie zu derselben Hypothese greifen mußte, als zu der einzig möglichen, und daß sie eben darum sofort allgemein angenommen wurde und auch jetzt noch anerkannt wird.

In jenem Falle betraf es die Chemotaxis; sie wird bekanntermaßen so erklärt, daß die freibeweglichen Zellen sich stets in der Richtung der Konzentrationssteigerung (oder -abnahme, je nachdem es sich um positive oder negative Chemotaxis handelt) bewegen.

Weil diese Bewegung jedoch nur dann auftritt, wenn die gelöste Substanz auf die betreffenden Zellen einwirkt, d. h. also wenn die Zellen sie als Reiz spüren, so bewegen sie sich daher auch stets in der Richtung der stärkeren Reizung und werden nur dadurch (z. B. wenn es sich um Spermatozoiden handelt) der Mündung des Archegoniums zugeleitet.

Daß man diese Zellen meistens nicht in geraden Linien, doch stets hin- und herschwankend, sich dem Ziel nähern sieht, wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß bei der außerordentlich großen Reizbarkeit (Farnspermatozoiden lassen sich schon durch eine Lösung von $\frac{1}{1000}$% Äpfelsäure in ein Röhrchen hineinlocken) auch die geringste Unregelmäßigkeit in den Konzentrationsgefällen innerhalb der Lösung sie von dem geraden Wege ableiten muß, welche Abweichungen dann von den oft heftigen Bewegungen noch verstärkt werden. Solche Störungen in der geradlinigen Bewegung treten bei den Suchbewegungen, welche so sehr langsam verlaufen, nie auf.

Jene Auffassung der Chemotaxis wird, wie gesagt, überall ohne jede Einwendung als richtig angenommen, obwohl von einer tieferreichenden Erklärung, warum der Spermatozoid sich so verhält, auch hier nicht der erste Anfang vorliegt. Da nun andererseits unsere Unterhypothese ebenso notwendig ist für eine vollständige Erklärung der Suchbewegungen wie die obige für die Chemotaxis, so steht dem nichts entgegen, erstere ebenfalls auf die Statozyste anzuwenden.

Mit der Phototaxis verhält es sich außerdem genau so wie mit der Chemotaxis, weil ihr Prinzip beruht auf der „Fähigkeit von Organismen, örtliche Unterschiede des Lichtes zu empfinden und gemäß dem Reizgefälle darauf zu antworten" [1]).

1) Oltmans, Über Phototaxis, Zeitschr. f. Bot. 1917, Bd. 9, S. 321.

Wenn wir jetzt, nach dieser Einleitung, dazu übergehen können, unsere Hypothese in Anwendung zu bringen, ist es deutlichkeitshalber erwünscht, die Vorgänge innerhalb der Statozyste mit einem gewissen Schema zu verbinden.

Unter Hinweis auf die frühere diesbetreffende Bemerkung (S. 224) nehmen wir als Statolithen hier Körperchen, welche spezifisch schwerer sind als das umgebende Plasma, an.

Als reizperzipierender Teil könnte auch hier wieder die Hautschicht betrachtet werden, obwohl nur dann, wenn sie auch den neueren Anforderungen unserer Hypothese entspricht.

Was die andere Verteilung der Sensibilität in der Hautschicht, in Vergleich mit der Annahme von Noll, angeht, würde keine Schwierigkeit vorliegen, weil sie bei beiden vollkommen auf Hypothese beruht, doch gilt solches nicht, was ihre Beweglichkeit anbetrifft. Die Wahl des reizempfänglichen Teiles war damals auf die Hautschicht gefallen, eben auf Grund ihrer vermutlichen, völligen Unbeweglichkeit der Zellwand gegenüber, welche für eine Richtungsperzeption unbedingt notwendig ist, eine Unbeweglichkeit, welche zumal durch das Vorkommen von Plasmaverbindungen (Plasmodesmen) begreiflich scheint.

Wenn unsere Hypothese dagegen eine Verschiebbarkeit der reizbaren Schicht, obwohl nur in sehr beschränktem Maße, unbedingt erfordert, so muß entweder die Hautschicht als Reizempfänger gehandhabt bleiben, aber dann die Möglichkeit ihrer Verschiebung der Zellwand gegenüber anerkannt werden, oder aber es muß das Vorkommen einer gesonderten verschiebbaren Schicht, zwischen Körperplasma und Hautschicht liegend, angenommen werden, welcher ausschließlich die Reizbarkeit zukäme.

Von diesen beiden Voraussetzungen ist die erstere unbedingt die einfachere, weil dabei die Hautschicht dieselbe Rolle wie früher spielen würde. Als neu wäre dann nur anzunehmen, daß während der langsamen Verschiebung an der Zellwand entlang die Plasmaverbindungen nicht zerrissen werden, sondern mit der Hautschicht in fortwährendem Kontakt bleiben, in ähnlicher Weise vielleicht wie z. B. die die Vakuole durchsetzenden Protoplasmastränge mit der Wandschicht in steter Verbindung bleiben, obwohl sie eine fortwährende Lagenveränderung erfahren.

Die zweite Voraussetzung würde dagegen die Annahme eines ganz neuen Apparates im Protoplasten erfordern, einen Apparat, welchem ausschließlich die Reizbarkeit für Druck zukommen würde und den man sich als kontinuierliche Schicht zwischen Körnerplasma und Hautschicht

liegend, und beiden gegenüber beweglich, zu denken hätte. Ein solcher Apparat brauchte sich nur in den reizempfindlichen Zellen vorzufinden.

Die Verteilung der Reizbarkeit entweder in der Hautschicht oder in jener neuen Schicht, welche wir den „statischen Apparat" nennen wollen, müßte dann derart sein, daß sie den Anforderungen unserer ersten Hypothese entspräche, d. h. eine maximale Reizbarkeit an einer bestimmten Stelle und regelmäßige Abnahme ringsherum aufweist.

Welche von den beiden Voraussetzungen den Vorrang verdient, wollen wir dahingestellt lassen, um so mehr, weil beide schließlich auf dasselbe hinauskommen und sich beide gleich gut bei den Erklärungen der speziellen Bewegungen verwenden lassen. Wenn wir weiterhin also das letzte Schema, das mit dem „statischen Apparate" also, benutzen werden, so geschieht dieses ausschließlich, weil dieses bei unseren Vorstellungen und Beschreibungen eine etwas größere Bequemlichkeit darbietet.

Von dem Nollschen Schema unterscheidet das unsrige sich also prinzipiell dadurch, daß ersteres nur einen einzigen beweglichen Teil, die Statolithen, enthält, während in unserem Schema deren zwei vorkommen, und zwar nebst den Statolithen auch noch der gesondert gedachte, reizbare Teil des Protoplasten. Der große Vorteil von unserem Schema beruht nun darauf, daß, während eine Statozyste nach dem Nollschen Schema in einer einzigen, nur von der Schwerkraftrichtung abhängigen, Stellung in Ruhe verkehrt, bei unserem Schema jede Richtung eine Ruhestellung sein kann, weil sie außerdem von der jedesmaligen Lage des statischen Apparates bestimmt wird.

Nun ist es zwar richtig, daß man in dieser Weise imstande ist, durch willkürliche Verschiebungen des statischen Apparates, auch jede beliebige Bewegung und Gleichgewichtslage zu erklären, und daß diese Erklärungen daher auch höchst willkürlich scheinen können, um so mehr, weil jede direkte Kontrolle über die Richtigkeit jener Erklärungen bis jetzt fehlt.

Demgegenüber wird sich jedoch zeigen:

Erstens: daß unsere Hypothese sehr einfache Erklärungen von bisher äußerst verwickelten Bewegungen zu liefern imstande ist und dadurch schon eine große Vereinfachung unserer Begriffe veranlaßt.

Zweitens: daß die Hypothese das Auftreten von auf Grund früherer Auffassungen unerwarteten Bewegungen voraussehen ließ und daß diese Erwartungen durch den Versuch völlig bestätigt wurden.

Drittens: daß ich mich erst entschloß, das Prinzip vom steten Suchen nach kräftiger Reizung, obwohl es etwas psychisch scheinen mag

(doch nicht für mich), hier einzuführen, nachdem ich die Überzeugung bekommen hatte, daß dasselbe Prinzip in viel ausgedehnterem Maße in der ganzen lebenden Natur anzutreffen ist und dort eine große Rolle spielt. Es ist hier jedoch nicht der Ort, darauf weiter einzugehen.

Das neue Schema ließe sich durch nebenstehende Figur (Fig. 1) vorstellen; es bedeutet darin *Z* die Zellwand, *SA* der statische Apparat und *S* der Statolith. Die ungleiche Stärke der Linie *SA* soll nur auf ihre stellenweis ungleiche Reizbarkeit deuten.

Eine solche schematische Figur ist zur Darstellung aller jener Bewegungen, welche in einer flachen Ebene verlaufen, vollkommen ausreichend, doch wenn sie im Raume stattfinden, reicht sie nicht mehr aus. Für solche Fälle habe ich mir daher Modelle anfertigen lassen; sie bestehen aus einem kleinen geschlossenen Glasapparat von der Form eines Rotationsellipsoides, 6—7 cm lang. Dieses soll eine Statozyste vorstellen, in derem Inneren dementsprechend eine kleine Stahlkugel oder Quecksilbertropfen, der Statolith, eingeschlossen ist; an einem oder an beiden Enden des Glasmodelles wird ein kurzer Stiel angeschmolzen zum bequemen Festhalten. Die jedesmalige Lage der Stelle maximaler Reizbarkeit kann durch ein außen angeklebtes rundes Papierscheibchen angegeben werden, welche man für bestimmte Fälle aus verschieden gefärbtem Papier schneiden kann.

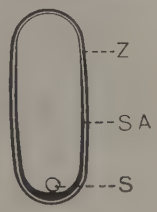


Fig. 1.

Wenn der angeschmolzene Stiel in das Ende einer langen Stahldrahtspirale geschoben wird, so kann das ganze einen Pflanzenteil vorstellen, welchen man die verschiedensten Bewegungen ausführen lassen kann, mit welchem dann entsprechende Verschiebungen des Stahlkügelchens, dem Papierscheibchen gegenüber, Hand in Hand gehen und welche sich von außen bequem verfolgen lassen.

Diese beiden Bewegungen, die Krümmung des Stieles und die Verschiebung des Stahlkügelchens, sind selbstverständlich so vollkommen voneinander bedingt, daß nicht nur eine bestimmte Krümmung das Kügelchen immer wieder denselben Weg zurücklegen läßt, aber auch umgekehrt (und darauf kommt es hier ganz besonders an) wenn das Kügelchen diesen Weg nimmt, muß der Stiel jene bestimmte Krümmung ausführen.

So z. B. wenn die Krümmung in einer flachen Ebene stattfindet, muß das Kügelchen sich in einer geraden Linie (oder besser auf kürzestem Wege an der Innenwand des Apparates entlang) bewegen, aber wenn man umgekehrt die Krümmung in der Weise ausführt, daß das Kügelchen

in einer geraden Linie verschoben wird, so muß die Krümmung in einer flachen Ebene stattgefunden haben.

Unserer zweiten Unterhypothese entsprechend kann erst dann der Pflanzenteil als in Ruhe befindlich betrachtet werden, wenn im Glas-

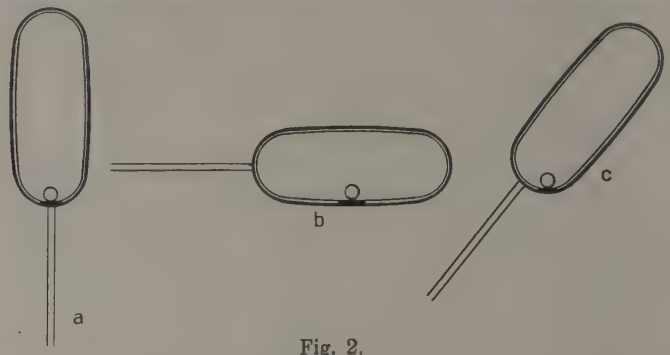


Fig. 2.

modell das Kügelchen auf dem Papierscheibchen liegt, wo dieses letztere sich auch vorfindet.

Um ähnliches in einfachster Weise auch in unseren flachen Figuren anzugeben, wurde die Vorstellung gewählt, wie in beistehenden Figuren

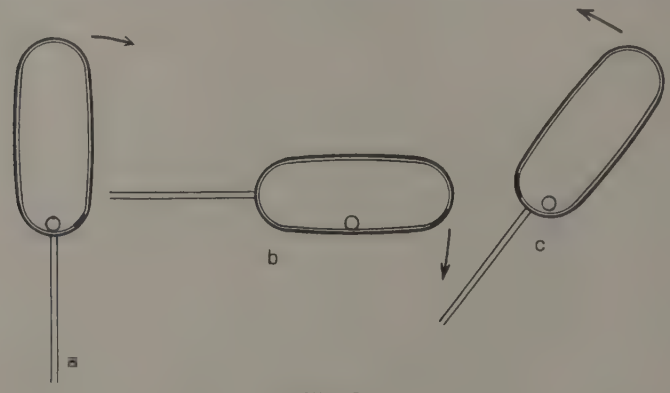


Fig. 3.

2 und 3 angegeben, und welche auch nachher stets gebraucht werden wird: in diesen stellt die äußere, stärkere Linie wieder die Zellwand vor, die dünnere, innere den „statischen Apparat", welche jedoch hier überall gleich stark gezeichnet wurde; die Stelle der maximalen Reizbarkeit wird hier aber nur dadurch angegeben, daß auf eine kurze Strecke der Raum zwischen beiden Linien ausgefüllt ist.

Wenn eine solche Figur daher eine Statozyste darstellen soll aus einem sich im Gleichgewicht befindlichen Pflanzenteil, so ist die einzige Bedingung, daß der Statolith, welcher sich selbstverständlich stets am niedrigsten Punkt befindet, auf der ausgefüllten Stelle liegt.

Darum befinden sich z. B. in den Figuren 2 a, b und c die Statozysten, obwohl sie untereinander ganz verschiedene Richtungen aufweisen, alle in der Stellung maximaler Reizung, wobei das Organ sich also nicht zu krümmen braucht. In den Figuren 3 a, b und c dagegen werden die Statozysten, obwohl sie dieselben Richtungen haben wie in den korrespondierenden Figuren 2, nicht maximal gereizt und können also sich nicht in der Gleichgewichtslage befinden, müssen sich daher bewegen und zwar so, daß der Statozyst auf kürzestem Wege die Stelle maximaler Reizung erreicht, was nur durch Krümmung in der Richtung der beistehenden Pfeile zu erzielen ist.

Aus denselben Figuren ersieht man weiter, daß, wenn eine Statozyste z. B. nach dem Schema von Fig. 2 c in Ruhe ist und es verändert sich innerhalb der Zelle sonst nichts, als daß der statische Apparat verschoben wird, z. B. in der Weise, daß der reizbarste Teil dann die Lage wie in der Figur 3 c einnimmt, der Pflanzenteil dadurch allein schon aus dem Gleichgewichte gerät und versuchen wird, sich in der Richtung des Pfeiles bei 3 c zu krümmen.

Von den verschiedenen Bewegungsgruppen und von den sonstigen Erscheinungen, welche sich an diesen anreihen lassen, wollen wir jetzt einige Beispiele besprechen, um zu zeigen, daß es mittels unserer Hypothese tatsächlich gelingt, sie alle unter denselben Gesichtspunkt zu bringen und so eine zugleich umfassendere doch auch einfachere Einsicht in das Ganze zu verschaffen. Daraus geht dann aber außerdem hervor, daß auch, abgesehen von unserer Erklärungsweise, zwischen allen jenen Erscheinungen ein inneres Band bestehen muß, mit welchem auch sonst stets Rechnung zu tragen sein wird.

In dieser Arbeit werden nur die Reize, welche als die Veranlassungen zu den verschiedenen Bewegungen aufgefaßt werden, zur Besprechung kommen; die Vorgänge, welche zum Ausführen dieser Bewegungen erforderlich sind, bleiben daher gänzlich außer Betrachtung.

Die hier befolgte Haupteinteilung beruht an erster Stelle auf dem verschiedenen Verhalten, welches der „statische Apparat“ zeigen müßte, weil dieser während den betreffenden Erscheinungen entweder an derselben Stelle verbleiben (Abschnitt I) oder durch irgendeine Ursache eine Verschiebung erleiden kann (Abschnitt II).

Abschnitt I.

Feste Lage des „statischen Apparates".

Unsere Hypothese geht also von der Voraussetzung aus, daß die Wachstumsrichtung eines Pflanzenteils mit der jedesmaligen Lage des statischen Apparates (und mehr im besonderen mit der ihrer reizbarsten Stelle) zusammenhängt, und daß sie sogar von ihr bedingt wird.

Wenn es nun möglich wäre, in unmittelbarer Weise zu erfahren, welche Lage der Apparat innerhalb der Statozyste einnimmt, so wäre der Beweis der Richtigkeit unserer Auffassung selbst in jedem einzelnen Falle zu verschaffen. Da jenes jedoch von vornherein ausgeschlossen ist, bleibt nur übrig bei unseren Betrachtungen von der vermutlichen Lage des Apparates auszugehen und dann zu zeigen, daß mit dessen Hilfe eine einfache Erklärung der betreffenden Erscheinung erzielt werden kann. Die große Anzahl der so erworbenen, ungezwungenen Erklärungen muß dann die Wahrscheinlichkeit unserer Hypothese mitbestimmen helfen.

Zuerst werden in diesem Abschnitte jene Bewegungen, bei welchen der statische Apparat als festliegend betrachtet werden kann, zur Besprechung gelangen, wobei dann wieder unterschieden wird, ob die reizbarste Stelle entweder der unteren oder der oberen Querwand, oder einer der Längswände anliegt, oder schließlich, ob sie der Zellachse gegenüber eine schiefe Lage einnimmt.

Nachher wird der Transversalheliotropismus der Blätter besprochen werden, weil es sich zeigen wird, daß dieser sich, in ungewungener Weise, den zuvor besprochenen Erscheinungen anreihen ließe.

A. Schwerkraft.

1. Die empfindlichste Stelle des statischen Apparates liegt der unteren Querwand der Statozysten an.

a) Senkrechtes Wachstum.

Wenn die empfindlichste Stelle des statischen Apparates nach unten gekehrt ist, liegen in der Hauptachse (*St*) sowie in der Hauptwurzel (*W*) die Statolithen also jener reizbarsten Stelle an und befinden diese Teile sich somit in der Ruhelage (Fig. 4).

Weil diese Teile senkrecht hinauf- oder hinunterwachsen (von der Darwinschen Zirkumnation abgesehen), obwohl die Reizung am kräftigsten sein muß, so geschieht solches, weil zu einer Krümmung eher in der einen als in der entgegengesetzten Richtung keine Veranlassung besteht und daher der Reiz ausschließlich als Stimulanz des Wachstums in gerader, senkrechter Richtung in den Vordergrund treten muß.

Hierin könnte also die Erklärung liegen von der allbekannten Erscheinung, daß bei senkrechter Stellung das Wachstum von Hauptstengel und von Hauptwurzel ein Maximum erreicht, und daß es um so mehr geschwächt wird, je mehr ihre Richtung von der senkrechten abweicht.

Diese Verhältnisse sind wohl nicht einfacher Art, doch werden wir nicht weiter darauf eingehen, weil, wie gesagt, in dieser Arbeit der Nachdruck auf die Reizverhältnisse gelegt wird; hier kann ich mich daher darauf beschränken, nach dem in einer vorhergehenden Arbeit darüber Gesagtem zu verweisen [1]).

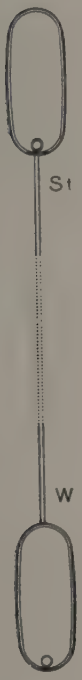


Fig. 4.

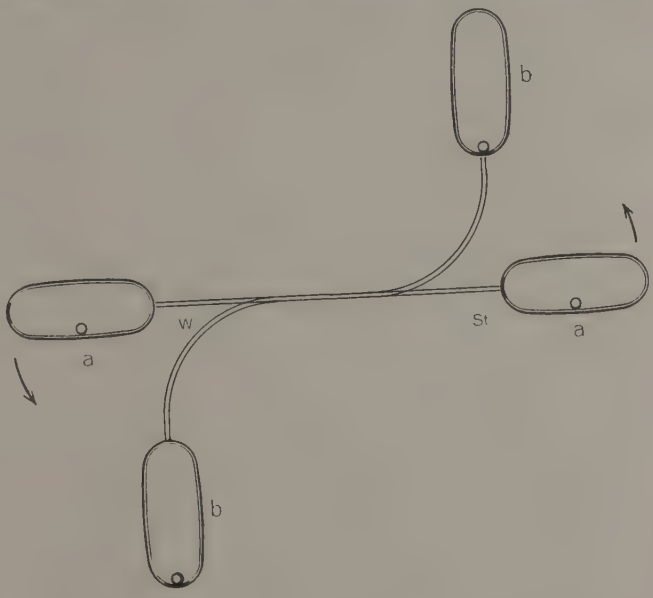


Fig. 5.

Nur möchte ich noch hervorheben, daß es scheint, daß, während kräftigere Reizung bei senkrecht wachsenden Teilen das Längenwachstum fördert, eine Verringerung derselben eine Ausdehnung in der Dicke an einer hinter der Wachstumszone liegenden Stelle veranlaßt, welche jedoch nicht auf Zellvermehrung, doch auf einer mehr oder weniger bedeutenden Streckung in radialer Richtung beruht [2]).

---

1) Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922, Bd. 61, S. 602 ff.

2) Vgl. J. M. Janse, Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. Flora 1927, Bd. 122, S. 20 ff.

b) Positiver und negativer Geotropismus.

Wenn eine senkrecht gewachsene Pflanze in eine andere, z. B. wagerechte Stellung gebracht wird, so zeigt die Hauptwurzel positiven, die Hauptachse negativen Geotropismus.

In jener Stellung treten die Statolithen, wegen der veränderten Richtung in Beziehung zur Schwerkraft, nach einer der Seitenwände über, wie in *a* der Fig. 5 beim Stengel sowie bei der Wurzel. Die betreffenden Organe können sich dann nicht mehr in der Gleichgewichtslage befinden; um diese wieder zu erreichen, müssen, nach unserer Hypothese, die Statolithen auf kürzestem Wege wieder die reizbarste Stelle zu erreichen suchen, was nur dann stattfindet, wenn der Stengel sich emporkrümmt, die Wurzel dagegen sich nach unten biegt (beide in einer senkrechten Ebene), wie es durch die beiden Lagen *b* in umstehender Figur verdeutlicht wird.

Daß die Krümmungen, welche beide Teile ausführen, in entgegengesetzten Richtungen verlaufen, obwohl die Statolithen in den Stellungen *a* unter ganz denselben Umständen verkehren, wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Lage der reizbarsten Stelle im statischen Apparate der der Wachstumszone gegenüber eine entgegengesetzte ist: im Stengel liegt sie der Krümmungszone zugekehrt, in der Wurzel dagegen ist sie von ihr abgewendet.

c) Einwirkung der Zentrifugalkraft.

Auch die zuerst schon von Knight (1806) erforschte Einwirkung der Zentrifugalkraft auf die Wachstumsrichtung von Keimstengel und Keimwurzel läßt sich, von unserem Schema ausgehend, in einfachster Weise begreiflich machen.

Wenn auf eine senkrecht gestellte Pflanze eine Zentrifugalkraft (*Z* in Fig. 6) einwirkt, wird diese zunächst eine mechanische Verschiebung der Statolithen in der Richtung jener Kraft zur Folge haben, wie in der Figur bei *a* angedeutet ist; in Stengel und in Wurzel muß die Verschiebung in derselben Richtung stattfinden. In beiden ist dadurch die Gleichgewichtslage gestört worden, wie aus der Figur zu ersehen ist; um wieder darin zurückzukehren, muß der Stengel sich der Richtung der Zentrifugalkraft entgegen, also nach links überbiegen, während die Wurzel nur durch Krümmung in der Richtung jener Kraft, nach rechts, ihre Ruhelage wiedergewinnen kann, wie in *b*. Es stimmt dieses also mit den bekannten Erfahrungen vollkommen überein. (Beim Gebrauch der oben S. 239 beschriebenen Glasmodelle soll zur Darstellung dieser Vorgänge ein Modell mit einem Stahlkügelchen als Statolith be-

nützt werden, welches man dann mit Hilfe eines kräftigen Magneten zur Seite zieht.)

2. Lagerung an der oberen Querwand.

Wenn die reizbarste Stelle des statischen Apparates der oberen Querwand anliegt, wie in den Figuren 7a für den Stengel und 7b für die Wurzel, so können diese Organe in jenen Stellungen nicht in Gleichgewicht sein, weil die Statolithen gerade dann den entgegengesetzten Querwänden anliegen. Es müssen beide also eine Stellungsänderung erfahren, bis sie die Lage 7 a, resp. 7 b, angenommen haben.

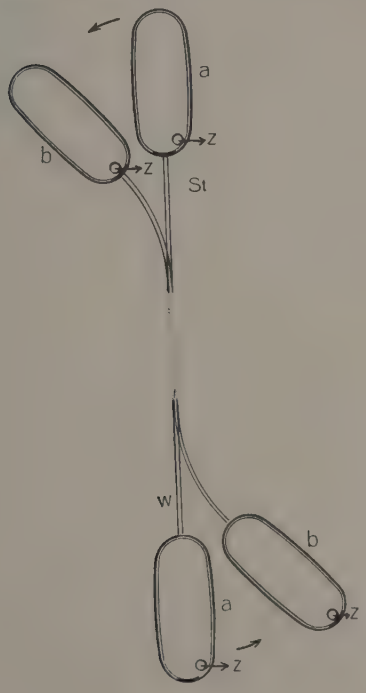


Fig. 6.

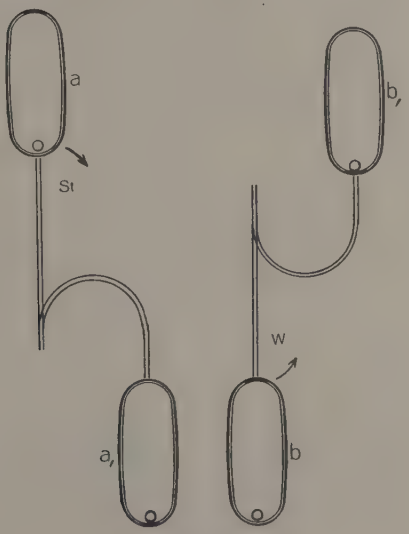


Fig. 7.

Solche Verhältnisse müßten vorkommen bei positiv geotropischen Stengelorganen (z. B. Fruchtstiele von Arachis u. a.) und bei den negativ geotropischen Wurzeln (Atemwurzeln von Jussieua, Sonneratia und Avicennia, sowie Luftwurzeln einzelner tropischer Orchideen, wie Grammatophyllum, Cymbidium, Oncidium). Von Tischler[1]) konnte dann auch nachgewiesen werden, daß die Wurzeln ge-

1) Untersuchungen an Mangrove- und Orchideenwurzeln mit spezieller Beziehung auf die Statolithentheorie des Geotropismus. Ann. Jard. Botan. de Buitenzorg 1910, 3. Suppl. I, S. 131.

nannter Pflanzen tatsächlich negativ-geotropische Krümmungen ausführen können, und daß sie alle auch Statolithenstärke führen, gerade wie bei sonstigen Wurzeln. Wenn sie dennoch eine ganz abweichende Wachstumsrichtung annehmen, so kann solches nur auf einer entgegengesetzten Lage der reizbaren Struktur im allgemeinen, hier also der reizbarsten Stelle, beruhen.

3. Lagerung an einer der Längswände.

Die transversal-geotropischen Organe verlängern sich stets in wagerechter Richtung und sind auch dann nur im Gleichgewicht; werden sie von dieser Richtung abgelenkt, so krümmen die wachsenden Teile sich derart, daß sie in schnellster Weise wieder in die horizontale Lage zurückkehren.

Von derartigen Pflanzenteilen sind erstens die meisten Rhizome, zweitens die Seitenzweige mancher Koniferen und anderer Bäume die meist bekannten Beispiele, doch auch sehr viele Blätter gehören zu dieser Gruppe.

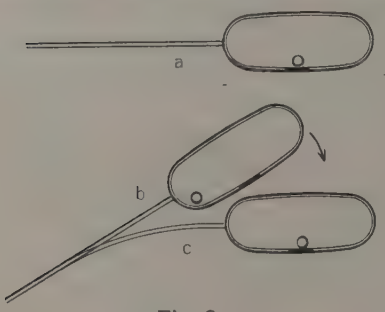


Fig. 8.

α) Rhizome.

Ueber das Verhalten von Rhizomen hat Elfving[1]) zuerst berichtet; das Ergebnis seiner Versuche läßt sich in einfachster Weise durch unsere Figur 8 erklären: wenn die reizbarste Stelle des statischen Apparates der momentan unten liegenden Längswand anliegt, kann das Rhizom nur dann in der Gleichgewichtslage verkehren, wenn es wagerecht liegt, weil nur dann auch die Statolithen auf jener Stelle zu liegen kommen (8a); wird das Rhizom aus dieser Lage gebracht (8b), so muß es daher durch eine entsprechende Krümmung versuchen darin zurückzukehren (8c). Ähnliches muß stattfinden, wenn die Rhizome in eine beliebige andere Lage gebracht werden.

Es sei hier übrigens noch bemerkt, daß die drei von Elfving benutzten Rhizome, z. w. von Heleocharis palustris, Sparganium ramosum, Scirpus maritimus, alle anatomisch und wahrscheinlich auch physiologisch radiär gebaut sind. Ähnliche Versuche mit Rhizomen von ausgesprochen dorsiventralem Bau, kennbar z. B. durch die oft ab-

1) Fr. Elfving, Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arb. bot. Inst. Würzburg 1880, Bd. II, S. 489.

geflachte Form und das Auftreten von Wurzelbildung nur an der Unterseite (Iris, Acorus) wurden nicht genommen, und doch ist es von vornherein noch nicht sicher, daß beide Arten von Rhizomen in aller Hinsicht übereinstimmende Ergebnisse liefern würden; Ausdehnung jener Versuche wäre daher erwünscht.

β) **Horizontale Seitenzweige von Koniferen und von Laubhölzern.**

Bei verschiedenen Bäumen stehen die Seitenzweige erster Ordnung in wagerechter Richtung ab, und auch die Seitenzweige höherer Ordnung werden dann vielfach in der horizontalen Ebene ausgebreitet. Frank[1]) hat zuerst dargetan, daß diese Eigenschaft auf Transversalgeotropismus beruht, unter anderem weil sie ebenfalls durch Biegungen stets in die frühere Richtung zurückzukehren versuchen. Selbst findet solches statt, und das ist hier von besonderer Wichtigkeit, wenn sie sich im

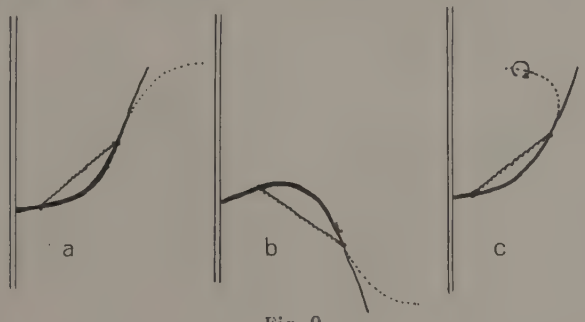


Fig. 9.

Dunkeln befinden, so daß dem Lichte dabei gar keine Bedeutung zukommt, wie von vornherein kaum vermutet werden konnte.

Dasselbe gilt für die wagerecht stehenden Seitenzweige der Laubbäume, was Frank (l. c. S. 30—42) ebenfalls durch Versuche gelang, zu beweisen.

Es fiel ihm dabei auf, daß die Zweige, welche künstlich durch Anbinden aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht werden, zwar stets versuchen, sich so zu krümmen, daß die wachsenden Spitzen wieder in die natürliche Lage gelangen, doch daß sie dabei nicht immer denselben Weg folgen. Ein bestimmter Weg, der kürzeste, wird dabei zwar am häufigsten eingeschlagen, doch bisweilen wird auch ein anderer, etwas längerer, gewählt.

1) Die natürliche wagerechte Richtung usw. Leipzig 1870. S. 22—30.

Am häufigsten wird eine dem Zweige aufgezwungene Krümmung, nach oben oder nach unten, einfach durch eine mit Wachstum verbundene entsprechende Gegenkrümmung wieder vollständig aufgehoben (Fig. 9 a, b; die Spirale bedeutet der Bindfaden, die punktierte Linie die spätere Lage); seltener wird die Krümmung beim Weiterwachsen gesteigert, so daß die Spitze noch weiter überbiegt und so doch wieder in der wagerechten Lage anlangt (9 c). Weil in letzterem Falle jedoch die frühere Unterseite oben zu liegen kommen würde, findet, zugleich mit dieser Krümmung, auch noch eine Achsendrehung um 180° innerhalb der Wachstumszone (wie in 9 c durch den gebogenen Pfeil angegeben) statt, so daß schließlich die frühere Oberseite doch wieder zu der oberen wird. Wenn das Wachstum des Haupttriebes nicht mehr lange genug andauerte, um die angefangene Bewegung gänzlich zu beenden, so beobachtete Frank, daß dieser es nicht weiter als bis zum Umbiegen brachte, doch daß dann seine, länger wachstumsfähig bleibenden, Seitenzweige jede für sich die Achsendrehung ausführten.

Mit Hilfe unserer Hypothese können alle diese Bewegungen in einfacher Weise erklärt werden, wie aus den beigehenden Figuren 10 zu ersehen ist. Fig. 10 a stellt die horizontale Ruhelage des Seitenastes vor, welche Lage durch Anbinden in eine vertikale übergeführt wurde (wie in allen folgenden Figuren). In 10 b ist der Statolith dadurch nach unten gesunken, liegt also nicht mehr der reizbarsten Stelle auf. Um wieder dahin zurückzukehren, stehen ihm jetzt drei Wege offen; in der Figur sind sie durch unterbrochene Linien angegeben, wobei die Strichlinien in der Papierebene liegend gedacht werden, während die punktierten der inneren Oberfläche der Statozyste entlang laufen, also unter (oder über) unserer Papierebene. Um sich eine richtige Vorstellung der verschiedenen Vorgänge zu verschaffen, ist hier speziell das beschriebene Glasmodell ziemlich unentbehrlich.

Der erste Weg, welchen der Statolith nehmen kann, von 1 nach 2, wird von der Strichlinie 1—2 angegeben; diesem entspricht daher die beschriebene Rückkrümmung in der Vertikalebene, und sie bringt den Seitenzweig in die Stellung von 10 c, welche wieder die Ruhelage ist; dieser Fall trat also am häufigsten auf und entspricht, wie man sieht, auch dem kürzesten Wege des Statolithen.

Der zweite Weg, 1—3—2, besteht aus einer Kombination von Überbiegen und von einer gleichzeitig auftretenden Achsendrehung, durch welche also der Zweig zwar die falsche Richtung einschlägt, aber dennoch mit einem Male wieder in die Ruhelage überführt wird (10 c,). Dieser Weg ist einerseits offenbar etwas länger wie der erste, doch ist

er andererseits der kürzeste, welcher unter diesen Umständen von 1 nach 2 führt.

Auf dem dritten Wege, 1—4—2, verlaufen Überbiegen und Achsendrehung getrennt: zuerst wird das Organ durch Weiterführen der ihm durch Anbinden verliehenen Krümmung, von b in die Lage $c_{,,}$ gebracht, welche Bewegung also dem Weg 1—4 des Statolithen entspricht, nachher findet die Achsendrehung statt, wobei der Statolith den Weg 4—2 nimmt, so daß das Organ wieder zur richtigen Endstellung gelangt ($d_{,,}$). Dieser Weg ist deutlicherweise wiederum länger für den Statolithen wie der zweite.

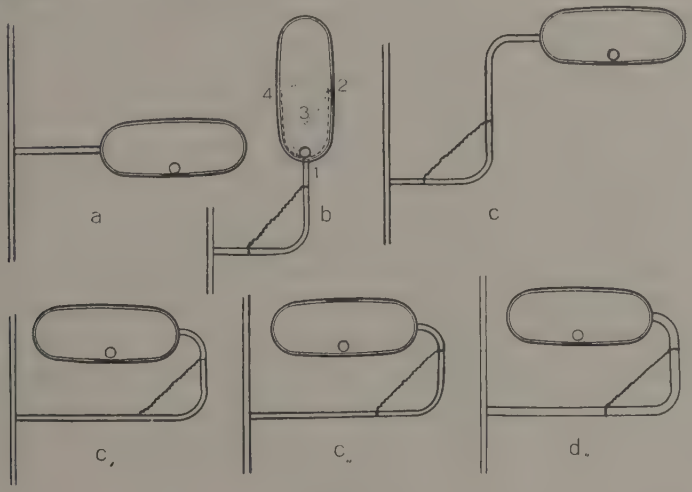


Fig. 10.

Aus diesen Beispielen zeigt sich deutlich das stetige Bestreben den Krümmungsweg zu verkürzen oder, was auf dasselbe herauskommt, während der Bewegung die Reizsteigerung möglichst zu beschleunigen, denn der kürzeste Weg des Statolithen wird fast immer eingeschlagen, der ein wenig längere viel seltener, während der dritte, längste Weg nur gewählt wird, und dann nur zum Teile vollbracht wird, wenn das begrenzte Wachstum des Zweiges eine vollständige Ausführung des Vorganges nicht mehr zuläßt, so daß der letzte Teil, die Achsendrehung, gänzlich den Seitenzweigen überlassen wird.

Es könnte anfangs scheinen, als wenn die Schwerkraft ausschließlich benutzt werden sollte, um in irgendeiner Weise die horizontale Lage des Zweiges wieder herzustellen und daß dann mehr speziell dem Lichte die Rolle zuerteilt wäre, die Oberseite stets nach oben zu kehren; dem-

gegenüber konnte Frank (S. 29) beweisen, daß auch die Achsendrehungen auf einer Wirkung der Gravitation beruhen, eine Aussprache also, welche die Anwendung unserer Hypothese völlig rechtfertigt.

γ) Blätter.

Frank (l. c.), der zuerst die Ursache der natürlichen Stellung der Blätter, bei Nadelhölzern sowie bei Laubbäumen, eingehend untersuchte, zeigte (S. 64), daß diese durch die Schwerkraft allein bewirkt werden kann und zwar in manchen Fällen im Dunkeln wie im Lichte mit derselben Vollständigkeit. Auch dieses war einigermaßen überraschend, weil doch eine intensive Funktion der Blätter in erster Linie mit der günstigsten Lage dem Lichte gegenüber zusammenhängt und eine allgemeine und vorwiegende Regulierung dieser Lage durch den Lichtreiz daher zu erwarten gewesen wäre.

Seitdem haben die Versuchsergebnisse vieler anderen Untersucher diese Auffassungen nur noch verstärkt und so konnte Pfeffer z. B. in seiner Physiologie sagen (1904, II, S. 687): „Denn auf diese Weise wird unter normalen Verhältnissen bereits durch die geotropische Reizung eine Orientierung des Blattes gewonnen, die entweder schon eine günstige Lichtlage gewährt, oder doch in eine solche, zumeist durch eine mäßige phototropische Orientierungsbewegung, übergeführt werden kann".

Daß der Schwerkraftreiz in erster Linie für die Blattorientierung maßgebend ist, muß also als endgültig festgestellt betrachtet werden. Ein weiterer treffender Beweis dafür wird hier unten bei der Besprechung der Stengeltorsionen (S. 252) noch erwähnt werden.

Heliotropismus, nach unserer Auffassung somit durch Einwirkung des Lichtes auf den Statozysten veranlaßt (siehe auch den zweiten Teil dieser Arbeit in einem der nächsten Hefte), und Transversalheliotropismus würden dann, letzterer mittels der „Linsenzellen" Haberlandts, nötigenfalls die feinere Einstellung der Blätter verursachen.

Die Lage der reizbarsten Stelle an der unteren, also der Unterseite der Blätter zugewendeten, Längswand würde, wie bei den soeben besprochenen Rhizomen und Zweigen, das stetige Aufsuchen der horizontalen Stellung der Blätter erklären.

Die besondere Orientierung dieser Blätter und Zweige, welche hier als Folge des Transversalgeotropismus gedeutet ist, wurde früher an einer inneren Eigenschaft, der Plagiotropie, zugeschrieben[1]); sie sind

1) J. Sachs, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. Bot. Inst. Würzburg 1879, Bd. II, S. 227.

schon durch ihre Lage den senkrecht wachsenden orthotropen Organen entgegengesetzt.

In seiner Arbeit weist Sachs (S. 248) darauf hin, daß plagiotrope Pflanzenteile durch Zusammenrollen oder Zusammenfalten orthotrop werden und erinnert dabei, was die höheren Pflanzen anbetrifft, an die in jugendlichem Zustande aufgerollten Blätter von Nuphar, Pinguicula und von den Gräsern, auch an die becherförmigen Blätter von Nepenthes und Sarracenia, und schließlich an die zusammengerollten Blattknospen der meisten Monokotylen, welche alle senkrecht stehen, doch deren Blätter bei Weiterentwicklung sich, wenn möglich, horizontal ausbreiten. Die schwertförmigen Blätter von Iris usw. sind zusammengefaltet, was aber denselben Erfolg hat. Bei allen beruht die senkrechte Stellung offenbar darauf, daß jede Flanke für sich nach unten biegen will, doch daran durch die gegenüberliegende verhindert wird, solange sie fest miteinander verbunden sind.

Mit Hilfe unserer Hypothese wären auch diese Erscheinungen in einfacher Weise zu erklären: es ist von vornherein deutlich, daß es keine einzige Lage gibt, in welcher an die Anforderungen aller so verschieden orientierten Statozysten zu gleicher Zeit und völlig Genüge getan werden kann, so daß nur dann eine Ruhestellung erreicht wird, wenn die Anforderungen jeder einzelnen Statozyste in gleichem Maße, obwohl dann nur unvollständig, erfüllt werden; dieses findet nur in der vertikalen Lage statt, weil nur in dieser Stellung alle die Statozysten symmetrisch um eine bestimmte Richtung, die Lotlinie, angeordnet sind.

δ) Torsionen.

Die Torsionen, welche bisweilen an Achsen, Blattstielen usw. auftreten, scheinen nicht immer in derselben Weise zustande zu kommen.

Das Kennzeichen einer typischen Torsion ist, daß die Achse dabei vollkommen gerade bleibt. Sie kann nur dadurch entstehen, daß die äußeren Gewebe fortfahren zu wachsen, während das Zentralgewebe schon zu wachsen aufgehört hat. Da solche Torsionen nicht zu einer festen Orientierung der betreffenden Pflanzenteile führen, brauchen sie hier nicht weiter besprochen zu werden.

Eine scheinbare Torsion kann man sich so entstanden denken, daß ein korkenzieherartig gewundener Teil so sehr in die Länge ausgezogen wird, daß die zuvor ebenfalls spiralige Achse fast oder gänzlich in eine gerade Linie übergeht. Torsionen, welche in dieser Weise entstehen, kommen im Pflanzenreich wohl nicht vor, aber andererseits können korkenzieherartige Spiralen auftreten, welche so steil aufsteigen, daß die

Achse beinahe gerade ist und das Ganze daher fast wie eine typische Torsion aussieht.

Eine andere Art Torsion, welche ebenfalls zu einer bestimmten Orientierung der betreffenden Teile führt, muß hier etwas ausführlicher besprochen werden. Sie bezieht sich auf die bekannte Erscheinung, daß bei Sträuchern und Bäumen an den ungefähr wagerecht gewachsenen Zweigen alle Blätter in einer, meist horizontalen, Ebene liegen.

Die Torsion zeigt sich an Zweigen mit sehr verschiedenartiger Blattstellung: z. w. $^1/_2$, $^2/_5$ und auch bei Dekussierung; sie tritt, wie Frank[1]) gezeigt hat, im Dunkeln in genau derselben Weise auf wie im Lichte und muß demnach ausschließlich durch die Schwerkraft veranlaßt werden.

Am auffallendsten zeigt sich die Erscheinung bei Dekussierung, weil dabei jedes Internodium um 90° tordiert wird, abwechselnd nach links und nach rechts, wie es die Fig. 7 (bei Frank) zeigt. Eigentümlich ist dabei, daß immer nur ein einziges Internodium im Wachstum begriffen ist; erst wenn das jüngste sein Wachstum einstellt, fängt das nachfolgende zu wachsen und zu tordieren an.

Bei dekussierter Blattstellung verläuft alles immer nach dieser Regel; nie folgt auf eine Linksdrehung abermals eine Linksdrehung, obwohl auch dadurch das letzte Blatt in die erwünschte Lage geraten würde. Bei Zweigen mit $^2/_5$-Blattstellung dagegen kommt es wohl ein einzelnes Mal vor, daß zwei aufeinanderfolgende Blätter an derselben Seite des Zweiges gelegen sind, welches durch eine Drehung in die falsche Richtung hervorgerufen wurde; dabei war dann der etwas längere Weg gewählt.

Daß es bei diesen Vorgängen die Blätter sind, von welchen die Veranlassung zur Torsion des Stengels ausgeht, wird in auffallender Weise durch einen von de Vries[2]) angestellten Versuch bewiesen: als er bei Philadelphus und Deutzia die beiden Blätter von einem Blattpaare, das soeben aus der Knospe hervorgetreten war und das von einem noch nicht tordierten Internodium getragen wurde, abschnitt, trat nachher eine Torsion auch nicht ein, so daß die Blattnarben auch am Ende der Entwicklung vertikal standen. Dadurch verblieb nun aber das nächste Blattpaar schon von vornherein in der normalen, horizontalen Stellung

1) Die natürliche wagerechte Richtung usw. Leipzig 1870, S. 56 ff.

2) Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. bot. Inst. Würzburg 1872, Bd. I, S. 273.

und dementsprechend bekam das nachfolgende Internodium auch keine Torsion[1]).

Die Ursache der Torsion muß demnach ungezweifelt in denselben Statozysten gesucht werden, welche auch in diesen Blättern den Transversalgeotropismus hervorrufen.

Genau so wie die Statozysten der genannten Blättter, an horizontalen Zweigen sitzend, die Torsion der Internodien beherrschen, wodurch sie, trotz der Dekussierung, alle in eine Ebene gestellt werden, scheinen sie auch bei einigen zygomorphen Blüten auf die sie tragenden Internodien des Blütenschaftes einzuwirken. Nur so doch läßt sich die Beschreibung Nolls von den Beobachtungen an den Interfloreszenzen von Scutellaria und Digitalis deuten[2]): ihre Blütenspindel neigen normal so sehr über, daß der obere Teil „in eine schräge, oft annähernd horizontale Lage gerät. Durch entsprechende Torsionen der Internodien um 90° werden dann, genau wie bei horizontal wachsenden Philadelphus-Zweigen die Blätter, so hier die Blüten, zweizeilig gestellt und zwar so, daß dieselben seitlich an der Spindel zu liegen kommen".

4. Schiefe Lagerung des statischen Apparates.

Wenn auch in vielen Fällen die Seitenorgane erster Ordnung wagerecht abstehen, wie oben besprochen, so bildet eine schiefe Stellung doch unbedingt den häufigsten Fall; sie tritt außerdem nicht nur bei Ästen, sondern auch bei Blüten und bei Wurzeln auf.

a) Seitenäste.

Die Stellung, welche Seitenäste erster Ordnung im Raume, also der Lotlinie gegenüber, annehmen, ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene, aber doch für jede Art stets dieselbe; es trägt dieses nicht wenig dazu bei, der Pflanze ihr charakteristisches Äußere zu verleihen.

Eine so konstante Lage muß unbedingt eine bestimmte innere Ursache haben und so liegt es für uns nahe, diese Ursache darin zu suchen, daß auch hierbei die Schwerkraft regulierend eintritt. Wir

---

1) Einige weitere von de Vries beschriebenen Versuchsergebnisse, ebenfalls auf S. 273, nach welchen, nach dem Abschneiden von nur einem Blatte eines Blattpaares, keine Torsion eintrat, wenn das obere Blatt entfernt wurde, doch dagegen eine sehr bedeutende Torsion (von etwas über 90°) eintrat, wenn das untere abgeschnitten war, sind zur Zeit nicht zu erklären. Schon Pfeffer (Physiologie 1904, II, S. 694, Note 1) meinte, daß Nachuntersuchung von diesem Ergebnis nötig war.

2) Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1883, Bd. III, S. 238.

können uns dieses so vorstellen, daß in jenen Fällen in den betreffenden Statozysten die reizbarste Stelle des Apparates eine Mittelstellung einnimmt, zwischen Quer- und Längswand, so daß der ganze Apparat der Zellachse gegenüber schief orientiert ist.

Solche Mittelstellungen gibt es natürlicherweise viele, und daher ist auch immer eine dabei, welche einer der sehr verschiedenen Stellungen der Seitenäste entspricht. Die Figuren 11 a, b und c verdeutlichen, wie die Äste von z. B. Populus pyramidalis (a) sowie auch die von verschiedenen Laubbäumen, wie z. B. andere Populus-Arten (b) und Tilia (c), sich alle in der Ruhelage befinden können, trotzdem sie sich in so verschiedenen Richtungen entwickelt haben. Daß hierbei von einer fixen Lage gesprochen werden könnte, wäre jedoch erst durch Abbiegen in verschiedenen Richtungen zu beweisen, weil sie dann durch Krümmungen ihre natürliche Richtung wieder aufnehmen müßten. Es scheint, daß solche Versuche bisher noch nicht unternommen wurden, wahrscheinlich weil die Frage, ob auch diese natürlichen Stellungen einer aktiven, fixen Lage der Schwerkraft gegenüber entsprächen, nicht gestellt wurde, und so die direkte Veranlassung zu solchen fehlte.

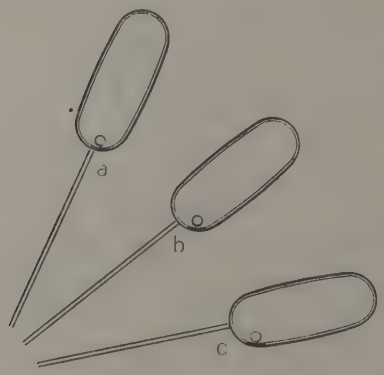


Fig. 11.

b) Seitenwurzeln.

Das Wachstum von den Nebenwurzeln wurde bekannterweise von Sachs schon vor vielen Jahren eingehend untersucht[1]); das Hauptergebnis, zu welchem er gelangt, war, daß die Seitenwurzeln erster Ordnung stets einen bestimmten, für jede Art verschiedenen Winkel mit der Hauptwurzel bilden und in dieser Richtung gerade weiterwachsen. Seine Erklärung ging darauf hinaus, daß sie einen geringeren Grad von Geotropismus besitzen, wodurch sie nicht senkrecht hinunterwachsen würden.

Zum Beweise stellte er den bekannten Versuch an, in welchem er das Wurzelsystem einer Keimpflanze sich hinter einer Glaswand entwickeln ließ, das Ganze dann um 180° drehte, mit der Oberseite nach

1) Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1874, Bd. I, S. 584.

unten, um nachher, als die Nebenwurzeln die neue Richtung angenommen hatten, den Kasten wieder in seine frühere Lage zurückzubringen; dann krümmten die Seitenwurzeln sich nochmals, bis sie ihre ursprüngliche Richtung wieder angenommen hatten. Unsere Fig. 12 ist eine Kopie von den zwei höchsten Seitenwurzeln von Vicia aus dem Sachsschen Versuch (l. c., S. 605); die kleinen Pfeile geben die jedesmalige Richtung der Schwerkraft an.

Wenn wir diesen Versuch rekonstruieren unter Anwendung unserer Hypothese, so kann die normale Ruhelage durch Fig. 13 a vorgestellt werden, weil darin der Statolith auf der reizbarsten Stelle ruht; nach Umkehrung der Pflanze nimmt das Ganze die Lage b an. Darin kann das Organ jedoch nicht mehr in Ruhe sein, weil die reizbarste Stelle oben, der Statolith unten liegt. Es wird sich daher nach unten krümmen und, nach der Auffassung von Sachs damit aufhören, wenn es die Lage c angenommen hat, weil es dann wieder den Winkel α mit der Hauptwurzel, also auch mit der Vertikale, macht. Diese Zeichnung c zeigt jedoch, daß nach unserer Auffassung die Wurzel dann noch nicht in ihrer Ruhelage angelangt sein kann, weil diese erst in der Lage d erreicht wäre, in welcher der Statolith also genau dieselbe Lage hat wie in a.

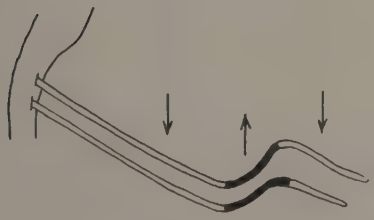


Fig. 12.

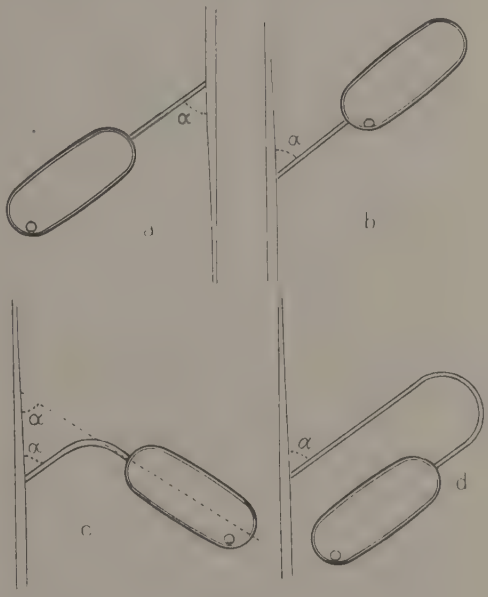


Fig. 13.

Auch noch in anderer Weise läßt sich zeigen, daß die Sachssche Auffassung betreffs der Nebenwurzeln mit unseren Darstellungen in Streit ist. Wenn nämlich eine Seitenwurzel immer in der Ruhelage verkehren würde, wenn sie nur den bestimmten Winkel mit der Lotlinie macht, so

müßte sie auch dann noch ungestört weiterwachsen, wenn der Kasten um 180° gedreht wird, doch so, daß die Seitenwurzel dabei die Drehungsachse darstellt; es kommt dieses auf dasselbe heraus, als wenn man den Kasten in der Vertikalebene dreht, also um eine horizontale Achse, über einen Winkel von 2α, so daß die Nebenwurzel dann doch wieder den Winkel α mit der Lotlinie macht; Fig. 14 a stellt Haupt- und Nebenwurzel dar vor dieser Drehung und b dieselben nachdem.

Nach Sachs müßte nun die Nebenwurzel auch in der Lage b in der Ruhelage verkehren und somit gerade weiterwachsen, nach unserer Auffassung wäre sie hingegen aus ihrer Ruhelage gebracht, wie aus der Skizze b zu ersehen ist, und müßte sich krümmen, bis sie die Lage c erreicht hat, welche wiederum dieselbe ist wie die Anfangslage a.

Die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung müßte experimentell zu prüfen sein. Zu diesem Zwecke habe ich dann auch einige vorläufige

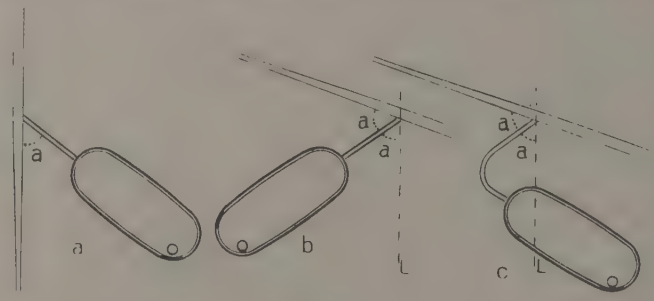


Fig. 14.

Versuche angestellt, in welchen ich Samen von Phaseolus, Pisum und Vicia, in dem sogenannten Sachsschen Kasten hinter Glas keimen ließ. Als die Seitenwurzeln erster Ordnung eine Länge von einigen Zentimetern erreicht hatten, wurde der Kasten um eine horizontale Achse über einen Winkel von 2α gedreht, so daß die Nebenwurzeln an der jetzt unteren Seite der Hauptwurzel die Lage wie in Fig 14 b annahmen, aber dabei doch den gleichen Winkel α mit der Lotlinie (L) machten, wie vorher. Schon am nächsten Tage war es sehr auffallend, daß keine von diesen Nebenwurzeln in der früheren Richtung weitergewachsen war, wie es doch nach der Auffassung von Sachs hätte geschehen sollen; alle hatten sich dagegen mehr oder weniger nach unten gekrümmt, in der Richtung also, wie von Fig. 14 c angegeben, und unserer Erwartung also vollkommen entsprechend.

Die Nebenwurzeln an der jetzt oberen Seite der Hauptwurzel waren durch die Drehung des Kastens ebenfalls in eine ganz andere

Lage zur Lotlinie gegenüber gelangt und hatten sich demnach ebenfalls nach unten gekrümmt, doch dieses hätte auch nach Sachsscher Auffassung geschehen müssen.

Eine weitere Untersuchung des Verhaltens der Nebenwurzeln ist inzwischen durch die obigen vorläufigen Ergebnisse sehr erwünscht geworden, auch weil noch andere Fragen sich daran anschließen.

c) Blüten.

Auch für Blüten ist eine bestimmte Orientierung der Schwerkraftrichtung gegenüber von höchstem Gewichte; zumal gilt dieses für die zygomorphen Blumen, weil davon ihre günstige Lage für die Bestäubung durch Insekten abhängig sein kann[1]). Einzelstehende Blüten müssen jede für sich diese Stellung zu erreichen suchen, doch an Infloreszenzen im allgemeinen, und speziell bei Trauben, kann auch der Blütenschaft in hohem Maße dabei behilflich sein.

Sehr allgemein tritt auch bei solchen Pflanzen die Erscheinung zutage, daß die Infloreszenzachsen ihren negativen Geotropismus lange beibehalten und daß die dabei auftretende Krümmung stets unterhalb der noch geschlossenen Blüten auftritt (Noll, S. 213); demzufolge wird jeder Blüte die Gelegenheit geboten, ihre Eigenbewegung stets unter normalen Verhältnissen, was die Richtung der Schwerkraft anbetrifft, auszuführen (l. c. S. 251). Daß jedoch auch jede Blüte für sich unter allen Umständen imstande ist, die ihr passende Lage anzunehmen, und daß zwischen den verschiedenen Teilen einer Infloreszenz bestimmte korrelative Verhältnisse eine Rolle spielen, geht wohl am besten aus dem sehr instruktiven Versuche mit Umbelliferendolden hervor (S. 192 und Fig 3, 4 und 5). Es zeigte sich dabei nämlich, daß je nach der Stelle, wo die Infloreszenz in einer Klemme fixiert wurde, entweder nur der Doldenstiel sich krümmte oder nur die einzelnen Stiele der Döldchen oder endlich jeder der Blütenstiele für sich. In den beiden ersteren Fällen wurden also die Blüten tatsächlich einer selbständigen Orientierung enthoben.

Zumal an traubenartigen Infloreszenzen weisen auch die Blüten einen „geotropischen Grenzwinkel" auf, und bestrebt sich die Achse, womöglich ihren blütentragenden Teil senkrecht zu stellen, so daß die Blüten dadurch schon ohne weiteres die normale Lage zur Lotlinie erhalten. Daß es, ebensowenig wie z. B. bei den Seitenwurzeln, nur auf das Beibehalten dieses Winkels ankommt, läßt sich auch hier durch

1) Vgl. z. B. Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten usw. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. III, I 1885, S. 189—252; II 1887, S. 315—371.

Umkehren der ganzen Pflanze beweisen; man sieht dann, daß die Blüten stets danach streben, gänzlich in die frühere Lage zurückzukehren. Die ausführliche Besprechung der betreffenden Versuche Nolls haben gezeigt, daß dieses durch Zusammenwirken von negativem Geotropismus (Mediankrümmung) und von einer Lateralbewegung verursacht wird[1]).

Noll beschreibt (S. 204 ff.) für Aconitum ausführlich die beobachteten Versuchsresultate.

Bei Horizontalstellung der Hauptachse, während ihre geotropische Aufwärtskrümmung verhindert wurde, gelangten die Blüten in sehr verschiedener Lage der Lotlinie gegenüber; dennoch erreichten alle, durch negativ-geotropische Krümmung, alsbald wieder die ursprüngliche Orientierung; nur die seitlich stehenden Blüten bedurften dazu noch einer geringen nachherigen Lateralkrümmung.

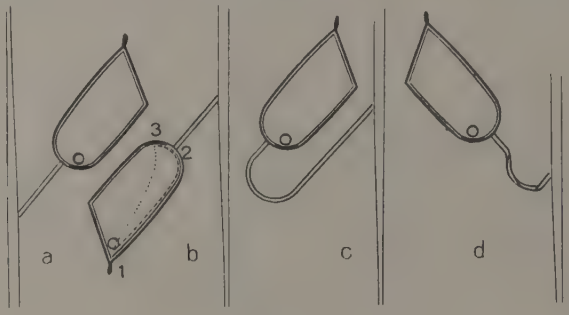


Fig. 15.

Bei inverser Aufstellung verhielt sich die Sache dagegen etwas anders; unsere Fig. 15 möge die verschiedenen Bewegungsstadien der Blüte angeben: Fig. 15a stellt die normale Lage der Blüte vor (doch zugleich eine der Statozysten in der Blüte), 15b dieselbe Blüte bei umgekehrter Stellung der Achse. In etwa 10 Stunden krümmte die junge, eben geöffnete Blüte sich dann in der Vertikalebene empor (15c) und gelangte dabei zwar in die richtige Lage der Lotlinie gegenüber, doch war ihre Öffnung jetzt der Achse zu- anstatt abgewendet. Damit

1) Um zumal diese Bewegungen richtig zu verstehen, ist einer der oben (S. 20) beschriebenen Glasapparate kaum zu entbehren. Da es für diesen Zweck notwendig war, auch die Lage der Statozyste der Symmetrieebene der Blüte gegenüber anzugeben, wurde das Ellipsoid am Ende schief abgeplattet und an die so entstandene längere Seite des Apparates ein Tropfen blaues Glas angeschmolzen, welcher die Lage des oberen Blumenblattes angeben sollte. Die Form des Apparates geht außerdem aus der Fig. 15 hervor.

war die erwünschte Lage offenbar noch nicht erreicht, weil nachher eine seitliche Bewegung anfing, welche die Blüte schließlich doch in ihre ursprüngliche, nach außen gewendete, Lage zurückführte (15 d). Diese letztere, die „Lateralbewegung", trat jedoch, wie ausdrücklich hervorgehoben wird, „weder mit der Energie, noch mit der Konstanz der Medianbewegung auf", weil ihre Wirkung nicht stets dieselbe ist, und, was ihre Energie anbetrifft, weil in einem ganz gelungenen Versuche die Blüte nicht weniger als 11 Tage dazu brauchte, um die zweite Bewegung zu beenden.

Der Umstand, daß die definitive Lage von der Blüte also sozusagen in zwei Stufen erreicht wird, macht den Eindruck, als suche sie eigentlich ein doppeltes Ziel zu erreichen, z. w. erstens ein physiologisches, welches nur ihr Aufrichten bis in die zur Lotlinie normale Lage bezweckt, und zweitens ein biologisches, welches die günstigste Stellung in bezug auf die Bestäubung zu erzielen sucht. Auffallend ist dabei also, daß das physiologische Ziel so bald, in 10 Stunden, erreicht wurde, während das biologische bei dieser Pflanze einen Zeitraum von nicht weniger als 11 Tage erforderte[1]).

Bei anderen Pflanzen trat die Lateralbewegung wohl früher auf, doch erreichten die Blüten andererseits vielfach überhaupt nicht die nach außen gekehrte Lage. Vom physiologischen Standpunkte aus muß jene Lage daher wohl von untergeordneter Bedeutung sein.

Ähnliche Krümmungen, wie an dem umgekehrten Schafte von Aconitum auftreten, spielen sich bei Cytisus und anderen Pflanzen, welche hängende Infloreszenzen tragen, normal ab. Bei diesen werden die Blüten an der jungen Achse in normaler Lage angelegt, doch gelangen sie nachher, durch das Überhängen der Infloreszenz, in die umgekehrte Lage; auch dann sieht man jede einzelne Blüte sich wenden und erheben, bis die normale Stellung wiedergewonnen ist.

Bei Benutzung unserer Glasmodelle sind alle die verschiedenen, von Noll für Aconitum abgebildeten Bewegungen (l. c. S. 240 ff.) leicht zu verfolgen; a stellt somit die normale Ruhelage dar, b die inverse, wobei die Blüte also aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht ist. Um

1) Noll (l. c. S. 240) erwähnt noch, daß, wenn die sonst wagerecht übergebogenen Spitzen junger Infloreszenzen von Scutellaria gezwungen werden, in senkrechter Richtung weiter zu wachsen, die meisten der jüngeren Knospen zugrunde gehen; die Ursache davon blieb ihm unbekannt. Diese könnte jedoch wohl darin bestehen, daß in jener aufgezwungenen Lage der Schwerkraftreiz erheblich geschwächt ist, und dann wäre diese Erfahrung wiederum ein Beweis dafür, daß dieser Reiz für die normale Entwicklung notwendig ist.

dahin zurückzukehren, stehen ihr zwei Wege offen. Beim ersteren, kürzeren, sollte der Statolith sich der punktierten Linie 1—3 entlang bewegen, welche also am Hinterrand der Statozyste (unterhalb der Papierebene) verläuft; hierdurch würde die Blüte mit einem Male ihre übliche Lage, d, erreichen können. Dieser Weg scheint jedoch nie eingeschlagen zu werden.

Stets wird dagegen der, etwas längere, Weg 1—2—3 gewählt; sie wird in die Papierebene liegend gedacht und würde einer Krümmung ausschließlich in der Vertikalebene entsprechen. Dadurch wird dann die Lage c erzielt, welche also, wie aus der Figur zu ersehen ist, einer geotropischen Gleichgewichtslage völlig entspricht. Zu einer weiteren, lateralen, Bewegung würde daher jede Veranlassung seitens des geotropischen Reizes fehlen; dementsprechend sieht man auch, beim Nachahmen der Lateralkrümmung (von Lage c nach Lage d) mittels des Glasmodells, daß der Statolith währenddem andauernd dem Mittelfelde des statischen Apparates aufliegen bleibt.

Die Lateralbewegung für sich würde demnach kaum vom Schwerkraftreize ausgehen können, und ihre so inkonstante, äußerst schwache Natur wäre damit in Übereinstimmung, und dieses möchte daher ebenfalls anzeigen, daß der sonst so kräftige Schwerkraftreiz hierbei nicht wirksam ist. Daß dabei auch dem Lichte keine Rolle zukommt, geht ebenfalls aus den angeführten Versuchen hervor (S. 210), und so wäre die direkte Veranlassung zu jener Lateralbewegung noch zu erforschen.

Ähnliche Versuche wie mit Aconitum stellte Noll auch mit anderen zygomorphen Blüten, u. a. mit Scrophularia, an. Eine auffallende Erscheinung trat dabei zutage: durch die Lateralbewegung wurde eine seitlich schiefe Lage erzielt, „aus welcher sich die Blüte durch geotropische Aufrichtung energisch erheben würde, wenn man sie künstlich in dieselbe hineingebracht hätte“ (S. 216). Die letztere Bemerkung kommt mir jedoch nicht richtig vor, denn wenn man mit unserem Glasmodelle diese Bewegung ebenfalls nachahmt, so sieht man, daß dabei das Quecksilber fortwährend auf der Stelle maximaler Reizbarkeit liegen bleibt, selbst wenn die von Noll beschriebene schiefe Stellung erreicht ist, so daß auch diese für die Blüte eine Gleichgewichtslage bedeutet, was also nur mittels unserer Hypothese begreiflich gemacht werden kann.

Später hat Noll gezeigt, daß auch beim Winden eine ähnliche Lateralbewegung auftritt und daß sie auf Schwerkraftreiz beruht und so kann das obige Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Lateralbewegung dann auch wohl von der einzigen Statozystenreizung

ausgehen, was also mit unserer Auffassung und mit dem, was unser Glasmodell zeigt, vollkommen übereinstimmt.

B. Licht.

Transversal-Heliotropismus.

Schon früher (S. 227) wurde hervorgehoben, daß es Haberlandt durch seine anatomischen und physiologischen Untersuchungen gelungen war, zwei bisher vollständig getrennt dastehende Erscheinungen, z. w.: daß transversal-heliotropische Blätter nur dann in Ruhe verkehren, wenn sie vom einfallenden Lichtbündel senkrecht getroffen werden, und daß nur solche Blätter Epidermiszellen besitzen, die als konvexe Linsen wirken, durch seine sogenannte „Linsentheorie" miteinander zu verbinden.

Obwohl diese Vorgänge dem Geotropismus völlig fremd zu sein scheinen, möchte ich dennoch versuchen, sie mit diesem in Verbindung zu bringen.

Daß die Lichtperzeption die transversal-heliotropischen Blätter zu einer Bewegung veranlaßt, sucht Haberlandt[1]) dadurch zu erklären, daß in den betreffenden Oberhautzellen verschiedene Partien der Plasmahaut (Hautschicht) auf verschiedene Lichtintensitäten abgestimmt sind und daß eine Änderung in der Verteilung der Lichtintensitäten (nicht also eine allgemeine Zu- oder Abnahme der Intensität) eine tropistische Bewegung veranlaßt; daß diese dann das Blatt gerade wieder in die Gleichgewichtslage bringt, sollte auf einen selbstregulatorischen Mechanismus zurückgeführt werden).

Weil nun einerseits diese Erklärung eine so wenig scharfe ist, und andererseits die Fragen, erstens: warum das Blatt gerade wieder in die Ruhelage zurückzukehren versucht, zweitens: warum es dabei den kürzesten Weg einschlägt, eine so große Übereinstimmung mit der gleichlautenden Frage betreffs des Geotropismus aufweisen, veranlaßte dieses mich, zu untersuchen, ob beide Fragen vielleicht in ähnlicher Weise zu beantworten wären.

Wenn man annimmt, daß, wie Haberlandt angibt, das der unteren Epidermiswand anliegende Mittelfeld auf die größte Lichtintensität abgestimmt ist, die Partien ringsherum dagegen auf eine geringere, so muß die totale Lichtempfindung der Zelle eine Steigerung erfahren, während das Blatt aus einer willkürlich anderen Lage in die Ruhestellung zurückkehrt; nach unserer Hypothese geschieht dasselbe, wenn

1) Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.

geotropische Bewegungen stattfinden. Man könnte demnach auch sagen, daß jene Blätter ebenfalls nur dann in Ruhe verkehren, wenn die „Linsenzelle", resp. ihr Mittelfeld, maximal gereizt wird.

Nach dieser Auffassung wäre daher der Transversal-Heliotropismus neben Geotropismus, Chemotaxis und Phototaxis die vierte Erscheinung in der Pflanzenphysiologie, bei welcher dieselbe Annahme vom Suchen nach stets kräftiger Reizung zu einer einfachen Erklärung führt, was also nicht nur die Brauchbarkeit, sondern auch die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme im allgemeinen sehr vergrößert.

Auffallend ist dabei, daß schon Haberlandt[1]) auf die bemerkenswerte Analogie zwischen der Perzeption des Lichtreizes bei den Blättern und der der Schwerkraft den Nachdruck legt.

Meiner Ansicht nach liegt die Hauptanalogie darin, daß es bei beiden nicht nur darauf ankommt, daß die empfindlichen Zellen einen Reiz wahrnehmen können, sondern daß sie den Zweck zu erfüllen haben, mittels des Reizes eine Richtung zu perzipieren; hieraus könnte dann schon ohne weiteres die Wahrscheinlichkeit, daß beide diesen Zweck durch Verwendung ähnlicher Einrichtungen zu erreichen versuchen würden, abgeleitet werden. Daher auch kann die Hypothese über die Verteilung der Erregbarkeit der empfindlichen Plasmaschicht bei beiden dieselbe sein, und muß diese daher bei beiden zu einer genügenden Erklärung der beobachteten Bewegungen führen.

Daß außerdem alle Veranlassung vorliegt anzunehmen, daß die reizbaren Stellen der Statozyste auch für Licht empfindlich sind, wird sich bei der Besprechung des positiven und negativen Heliotropismus (Abschnitt II B) ergeben.

Alles zusammengenommen wäre es daher nicht unwahrscheinlich, daß man die Linsenzellen als Statozysten zu betrachten hätte, welche sich, durch ihre Form und Lage, einer Konzentration des einfallenden Lichtbündels angepaßt haben. Die Statolithen fehlen natürlich gänzlich und damit geht ihnen auch die Reizbarkeit für die Schwerkraft ab, doch dieses ist eher ein Vorteil, weil eine Reizbarkeit der „Linsenzellen" für Schwerkraft der erwünschten Orientierung des transversal-heliotropischen Laubblattes nur schädlich sein könnte.

Daß das Blatt immer wieder in dieselbe Lage zurückkehrt, würde der unveränderlichen Lage des lichtempfindlichen Mittelfeldes zuzuschreiben sein, ähnlich also, wie wir es für alle in diesem Abschnitte

---

1) Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. d. bot. Ges. 1904, Bd. XXII, S. 118.

beschriebenen Bewegungen und Stellungen annahmen. Demgegenüber ist es interessant, an dem von Haberlandt genannten Anthurium Warocqueanum, dessen Blattflächen stets mit dem einfallenden Lichtbündel einen etwas schiefen Winkel bilden, zu erinnern. Dieses abweichende Verhalten müßte einer etwas schiefen Lage des Mittelfeldes entsprechen, ebenso wie es oben (S. 254) für die schief abstehenden Seitenzweige usw. angenommen wurde.

Am Ende des zweiten Abschnittes werden wir noch auf weitere Vorgänge, welche mit diesen zusammenhängen, zurückkommen müssen.

Abschnitt II A.

Veränderliche Lage des „statischen Apparates".

Die im ersten Abschnitte besprochenen Bewegungen sind sämtliche, welche schon mittels der Hypothese eines einzigen beweglichen Teiles im Statozysten zu erklären sind, und zu derer Erklärung also schon die Hypothese Nolls vollkommen zureichend wäre. Alle die weiter unten (in Abschnitt II A und II B) zu erwähnenden bedürfen dagegen unbedingt einer ausgedehnteren Hypothese, zw. die Annahme vom Vorkommen zweier beweglicher Teile innerhalb der Statozyste. Der eine Teil (der Statolith) wird dann von der Schwerkraft, der zweite (die reizbare Schicht) vom Protoplasten in Bewegung gesetzt.

Die Krümmung des Pflanzenteiles wird letzterer Bewegung, des stetigen Aufsuchens der kräftigeren Reizung wegen, immer auf den Fuß folgen müssen, mit einem solchen Zeitintervall jedoch, welches ausreicht, um die zur Krümmung notwendigen Turgoränderungen zustande kommen zu lassen. Bei andauernden Bewegungen müssen Krümmung und Verschiebung des statischen Apparates synchron verlaufen.

Die Verschiebung müßte, je nach der Art der betreffenden Bewegung, sehr verschieden sein, zuerst was ihre Veranlassung anbetrifft, z. B. ob sie durch innere oder durch äußere Ursachen hervorgerufen wird. Was erstere Gruppe angeht, muß dann weiter unterschieden werden, ob sie nur einmal stattfindet oder mehrmals, oder endlich ob sie ununterbrochen vor sich geht; auf diesem verschiedenen Verhalten beruht die unten befolgte Einteilung.

A. Autonome Verschiebung des Apparates.

Unter autonomer Verschiebung wollen wir eine solche verstehen, welche durch irgendeine innere Ursache hervorgerufen wird. Verschiedene Pflanzen zeigen bekanntlich die Erscheinung, daß ein Organ an einem bestimmten Augenblicke seine bisherige Stellung oder Wachstums-

richtung wechselt, ohne daß äußere Umstände dazu Veranlassung geben. Daß sie von sozusagen willkürlichen Änderungen in den lokalen Wachstumsprozessen hervorgerufen wird, ist natürlich nicht anzunehmen, so daß nur die Möglichkeit übrig bleibt, daß sie durch irgendeine Änderung in der Wachstumsursache zustande kommen.

1. Zeitweise Verschiebung.

Unter „zeitweise Verschiebung" verstehen wir also, daß der Apparat an einem bestimmten Augenblicke seine bisher unveränderte Lage aufgibt und von der Stelle rückt, so daß einige Zeit nachher der reizbarste Teil an einem anderen Ort anlangt und dort vorläufig wieder liegen bleibt. Später kann es dann nötigenfalls wieder eine Verschiebung erleiden in dieser oder jener Richtung. Auf jede Verschiebung des Apparates muß eine Änderung der Gleichgewichtslage des Pflanzenteils folgen (S. 241).

Solche Richtungsänderungen, die ohne irgendwelche bekannte oder vermutliche Veranlassung auftreten, haben vielfach die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gelenkt; man sprach dann von „Dispositionsänderung" oder „Stimmungswechsel", Worte, welche nur den allgemeinen Eindruck der Stellungsänderung wiedergeben, doch im Grunde ohne jede physiologische Bedeutung sind.

Daß man recht hat, diese Bewegungen schon von vornherein mit der Schwerkraft in Verbindung zu bringen, geht wohl daraus hervor, daß sie stets in einer Vertikalebene stattfinden, was ganz sicher nicht der Fall sein würde, wenn die Statozysten nichts mit ihnen zu tun hätten.

Die Verschiebung muß man sich wohl, je nach den betreffenden Erscheinungen, von Fall zu Fall verschieden denken: so kann sie z. B. in einer Vertikalebene stattfinden, welche dann zu Krümmungen, ebenfalls in einer Vertikalebene, führen muß.

Zahlreiche Bewegungen, ziemlich verschieden, zumal was die Pflanzenteile, welche sie ausführen, anbetrifft, können zu dieser Gruppe gebracht werden; von diesen werden hier nur einzelne beispielsweise besprochen werden, um die Anwendbarkeit unserer Hypothese sowie die Einfachheit der damit erzielten Erklärungen hervorzuheben. Eine vollständige Besprechung aller bekannten Bewegungen wäre hier vollkommen zwecklos.

a) Verschiebung des statischen Apparates in senkrechter Richtung.

α) Überbiegen der Spitze windender Keimpflanzen.

Das Überbiegen der Stengelspitze bei noch ganz jungen Sprossen windender Pflanzen ist wohl das einfachste Beispiel dieser Art Be-

wegungen, erstens weil die Krümmung eine so deutliche ist, und zweitens, weil es hier ganz klar ist, daß sie mit irgendeiner äußeren Veranlassung nicht in Beziehung steht. Die Bewegung wird folgendermaßen beschrieben: nach dem Erreichen einer gewissen Höhe beugt sich die Spitze des Sprosses (z. B. von Calystegia), und zwar auch durch eine aktive Bewegung, herüber und nimmt nun eine ungefähr horizontale Stellung ein (vgl. Jost: Pflanzenphysiologie, Vorl. 34).

Daß man jedoch bei diesem „Stimmungswechsel" den großen Einfluß der Schwerkraft sofort und klar erkannte, geht am deutlichsten daraus hervor, daß diese Krümmung auch nicht selten so umschrieben wird, daß an einem gewissen Momente der negativ geotropische Sproß dia- oder transversal-geotropisch wird; das Überkrümmen muß daher in dieser oder jener Weise auf einer Änderung im Perzeptionsapparat für die Schwerkraft, also im Protoplasma desselben beruhen.

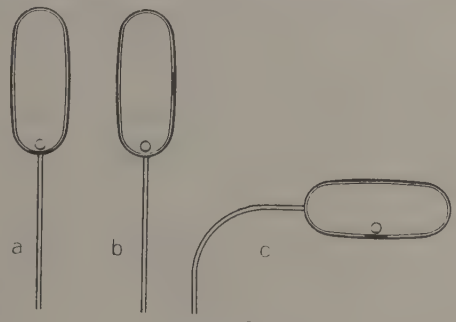


Fig. 16.

Welche diese Änderung sein konnte, war bisher unklar, weil selbst die Auffassung Nolls dazu keinen Stützpunkt bot; mit unserer Hypothese liegt sie ganz vor der Hand: wird in den Statozysten des jungen Sprosses die reizbarste Stelle, welche ursprünglich wie gewöhnlich der Unterwand anliegt (Fig. 16a), nach der Seitenwand verschoben (16b), so muß der Sproß überbiegen, bis diese Seitenwand unten liegt (16c), und kann dann in der neuen Richtung weiterwachsen. Daß sofort nach dem Überbiegen das Winden anfängt, wird von einem weiteren Verschieben des statischen Apparates veranlaßt, welchen Vorgang wir jedoch erst später besprechen werden (S. 283).

β) Aufrichten der Spitze monopodialer Rhizome.

Wenn monopodiale Rhizome sich dazu vorbereiten, oberirdische Sprosse mit Blättern und Blüten zu bilden, dann richtet die bisher horizontal im Boden fortwachsende Rhizomspitze sich auf und wächst senkrecht empor. Auch dieses bildet somit ein auffallendes Beispiel von Stimmungswechsel, wie man gewöhnlich sagt, wobei Transversal-Geotropismus in negativen Geotropismus übergeht. Eine Veranlassung zu dieser Wachstumsänderung vermögen wir nicht anzugeben; wir

können nur vermuten, daß sie stattfindet, wenn die Pflanze sich zur Bildung von Blättern usw. anschickt, so daß irgendwelche Stoffwechslungsvorgänge dabei wohl eine Hauptrolle spielen werden[1]; Pfeffer[2] bezeichnet solche Fälle mit dem Namen „korrelative Umstimmung".

Wie dieser Vorgang den „Stimmungswechsel" veranlaßt, war bisher nicht näher anzugeben; nach unserer Hypothese würde es genügen, wenn das Mittelfeld von der bisher unten liegenden Längswand nach der unteren Querwand verschoben wurde. Der ganze Vorgang könnte dann durch die Skizzen in Fig. 17 a, b und c dargestellt werden. Was die Richtung der Verschiebung anbetrifft, wäre sie also derjenigen, welche wir bei der keimenden Windepflanze annehmen müßten, gerade entgegengesetzt, weil dort die Verschiebung von der Querwand zur Längswand geht.

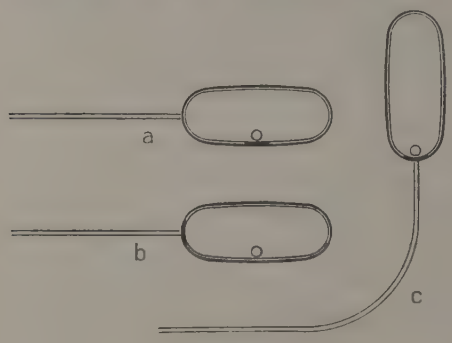


Fig. 17.

γ) Krümmung von Blüten- und Infloreszenzachsen vor und nach der Befruchtung.

Richtungsänderungen an den Achsen von Blüten und Infloreszenzen sind überaus häufig; im allgemeinen könnte man sagen, daß sie zum Zweck haben, die geöffneten Blüten, wegen der Bestäubung durch Insekten, soviel wie möglich zur Schau zu tragen, doch dagegen die jungen Knospen und die Früchte dem Auge der Tiere zu entziehen.

Auch diese Krümmungen müßten wohl zu den „korrelativen Umstimmungen" gerechnet werden, weil das Exponieren der Blumen bei ihrem Aufgehen wohl wieder indirekt durch Stoffwechselprozesse veranlaßt wird, während bei der Bewegung der Blüten nach ihrer Bestäubung, die Befruchtung, oder vielleicht schon die Bestäubung selber, unzweifelhaft eine überwiegende Rolle dabei zu erfüllen hat.

Viele der Beispiele solcher Bewegungen, zumal von mehreren der symmetrisch gebauten Blüten, sind etwas mehr verwickelter Natur und werden weiter unten (S. 275) besprochen werden; hier sollen nur einige Beispiele von Bewegungstypen besprochen werden, welche sich durch einfachere Verschiebungen des Mittelfeldes schon erklären lassen.

1) Vgl. Goebel, Organographie 1898, S. 644.
2) Pflanzenphysiologie 1904, II, S. 612.

1. Narcissus.

Einige Blüten, z. B. Narcissus, erreichen den Zweck, die geöffneten Blüten in auffallender Weise hervortreten zu lassen, indem die junge, bisher senkrecht hinaufgewachsene Knospe kurz vor dem Öffnen sich zur Seite biegt und eine mehr oder weniger wagerechte Lage annimmt; sie behält diese Lage bei, auch wenn sich später eine Frucht entwickelt.

Vöchting[1]), welcher verschiedene dieser Bewegungen, und zumal die von Narcissus Pseudo-Narcissus gründlich untersuchte, konnte zeigen, daß es nur die Schwerkraft ist, welche das seitliche Überkrümmen veranlaßt.

Man könnte die Bewegung daher so umschreiben, daß beim Herannahen des entwickelten Zustandes der Blüte ihr negativer Geotropismus in einen transversalen verwandelt wird. Genau dasselbe geschah auch beim Überbiegen des Keimstengels von Windepflanzen und kann somit, mittels unserer Hypothese, in derselben Weise erklärt werden (S. 265), d. h.: das zuvor stets der unteren Querwand anliegende Mittelfeld verschiebt sich nach einer der Längswände.

2. Hemerocallis.

Hemerocallis flava zeigte sich in ihrem Verhalten dem von Narcissus ähnlich, nur mit dem Unterschiede, daß die Blüten, als Knospen ebenfalls negativ geotropisch, beim Überbiegen nicht immer die horizontale Lage erreichen, sondern bisweilen nur Winkel von 40° bis 60° mit der Lotlinie machen. Dennoch ist die Schwerkraft, nach Vöchting (S. 92), auch hier wieder das einzig wirksame Agens.

Eine Verschiebung unseres Mittelfeldes von der unteren Querwand in der Richtung nach einer der Längswände, welche aber aufhört, noch bevor die Mitte dieser Wand erreicht ist, müßte zu einer solchen schiefen Lage der Blüte führen, so wie es oben für die Seitenzweige erster Ordnung mancher unserer Bäume (S. 253 und Fig. 11 a, b, c) beschrieben wurde.

3. Agapanthus.

Die Bewegungen, welche an dem Blütenstande von Agapanthus umbellatus zu beobachten sind, beschreibt Vöchting (l. c. S. 90) derweise: „daß die junge Knospe ein negativ, die Blüte ein horizontal und die Frucht endlich ein positiv geotropisches Organ darstellt“. An

1) Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882, S. 77 ff.

der jungen Infloreszenz stehen nämlich die Knospen senkrecht empor, kurz vor dem Aufblühen biegen sie sich um etwa 90° zur Seite, während die jungen Früchte alsbald oben am Stiele scharf umknicken und dann ungefähr senkrecht herunterhängen. Die Schwerkraft zeigte sich ebenfalls als die einzige Veranlassung beider Krümmungen.

Eine Verschiebung des Mittelfeldes, zuerst von der unteren Querwand zur Seitenwand und nachher von dieser zur oberen Querwand, würde diesen Krümmungen entsprechen.

4. Unterirdische Früchte.

Viele der kleineren krautartigen Pflanzen versuchen die jungen Früchte durch Herabbiegen dem Auge der Tiere zu entziehen und sie an versteckten Stellen reifen zu lassen. Am auffallendsten trifft man dieses bei Pflanzen mit sogenannten „unterirdischen" Früchten, wie Trifolium subterraneum, Arachis hypogaea, Voandzeia subterranea usw., an.

Eine Bewegung des Mittelfeldes in der Richtung von der unteren zur oberen Querwand, wie soeben bei Agapanthus besprochen, müßte die verlangte Bewegung veranlassen.

5. Bewegung der Blüten von Papaver usw.

Die wohlbekannten und auffallenden Bewegungen, welche die Blüten verschiedener Papaver-Arten zeigen, verdienen hier eine ganz besondere Besprechung, nicht am wenigsten, weil sie schon so sehr oft den Gegenstand spezieller Untersuchungen ausmachten. Es sind jedoch nicht nur die Papaver-Arten, welche das Herabhängen der jungen Knospen zeigen, denn die Infloreszenzen von Tussilago u. a. verhalten sich physiologisch vollkommen in derselben Weise. Eine „blütenbiologische Differenz" besteht jedoch darin, daß Papaver in senkrecht aufgerichteter Lage blüht, während Tussilago sich erst kurz vor der Samenreife emporkrümmt.

Vöchting hat beide Pflanzen sehr eingehend untersucht, besonders in bezug auf den Einfluß der Schwerkraft; er gelangte dabei zu sehr merkwürdigen Ergebnissen, von welchen wir hier nur die von Papaver besprechen werden.

Wie bekannt, stehen die jüngsten Blütenknospen vertikal empor, doch nehmen sie bald nachher, bei vielen Arten wenigstens, eine hängende Lage an, wobei der Blütenstiel somit einen Bogen von 180° bildet. Beim Weiterwachsen wird der untere, senkrechte Teil des Stieles stets länger, während Form und Durchmesser des Bogens unverändert bleiben;

auch das kurze Stück zwischen Bogen und Knospe verlängert sich nicht oder kaum. Es gelang Vöchting, zu zeigen, daß die Wachstumszone nicht unter, sondern auf dem Bogen gelegen ist, was also auf einen komplizierteren Wachstumsprozeß deuten müßte.

Er erklärte jenes Verhalten derweise, daß der Bogen stets die Tendenz hat, durch kräftigeres Wachstum der Außenseite die Krümmung zu verstärken, doch daß eine andere, noch unbekannte Veranlassung, welche er die „Rektipetalität" nannte (l. c., S. 31), fortwährend den unteren Teil des Bogens, welcher also an dem geraden Teil des Stieles anschließt, um ebensoviel gerade streckt, als das Wachstum am oberen Teile die Krümmung steigert[1]).

Eine weitere Entdeckung war die, daß, wenn eine hängende Knospe oben am Stiele abgeschnitten wird, oder auch wenn nur innerhalb der Knospe der Fruchtknoten durchschnitten wird, der Stiel zu wachsen aufhört, doch sich zuerst ganz oder fast ganz gerade streckt.

Bei Tussilago war der ungestörte Zusammenhang der jungen Früchte mit dem Stiele ebenfalls absolut notwendig für das Weiterwachsen sowie für das Erhalten der Krümmung des Stieles. Daher konnte Vöchting erklären (S. 127): „daß die positiv geotropische Krümmung des Stieles von Tussilago Farfara lediglich von den Früchten aus bestimmt werde, daß die Angriffspunkte der Schwerkraft in den letzteren und nicht im Stiel zu suchen seien".

Vöchting sah in der Rektipetalität also eine den Pflanzenteilen innewohnende Eigenschaft, sich gerade zu strecken, nachdem sie durch Reize eine Krümmung erfahren hatten; sie tritt nur nach Aufhören des Reizes auf, doch erfordert für sich selber keinen neuen Reiz. In einer vorhergehenden Arbeit habe ich zu zeigen versucht[2]), daß man die Rektipetalität auch in anderer Weise erklären kann, und zwar in bezug auf vorliegenden Fall folgenderweise: Die positiv geotropische Krümmung des Stieles, zusammen mit dem Umstande, daß der Reiz dazu offenbar im Fruchtknoten perzipiert wird, beweist, daß dieser Reiz nur an einer Seite der wachstumsfähigen Zone zugeführt wird, und dadurch nur ein einseitig verstärktes Wachstum an der konvexwerdenden Seite hervorruft. Es besteht nun, nach meiner Meinung, keine Veranlassung, anzunehmen, daß der Reiz es bei seinem Fortschreiten in der Längsrichtung bewenden läßt, und daß es im Gegenteil sehr gut möglich ist, daß er sich allmählich auch seitwärts verbreitet. Dabei würde er

1) Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882, S. 92 ff.

2) Reizwirkung bei Rektipetalität und bei senkrechtem Wachstum. Jahrb. wiss. Bot. 1922, Bd. 61, S. 590.

dann zuerst an den beiden Flanken und schließlich an der Konkavseite des Bogens anlangen. Die beiden Flanken würden dann zuerst zu erhöhtem Wachstum gebracht werden, doch, weil diese beiden Verlängerungen einander entgegenwirken, würde die Krümmung keine Änderung erfahren. Wenn jedoch die beiden Reize weiter von den Flanken aus ihren seitlichen Weg verfolgen und an der konkaven Seite des Bogens wieder zusammentreffen, muß jetzt diese zu kräftigerem Wachstum gereizt werden, welches dann die Krümmung wieder gerade zu strecken versucht. Dieses geschieht tatsächlich, erstens am unteren Ende des Bogens, oder sonst, wenn inzwischen die Reizung an der konvexen Seite aufhört, durch Abschneiden der Knospe oder Zerstörung des Fruchtknotens.

Der ganze Wachstumsvorgang könnte noch begreiflicher folgenderweise dargestellt werden: Beim ersten Anfang ist der Blütenstiel gerade, und so ist er auch beim Aufblühen; folglich ist das Wachstum schließlich an jeder Seite des Stieles gleichgroß gewesen; wenn inzwischen eine so starke Krümmung auftritt und diese nachher sich wieder ausgleicht, so kommt solches einfach daher, daß in der Zuwachszone die konvexwerdende Seite eher zum Wachstum angeregt wird als die entgegengesetzte, welche ihrerseits, jedoch später, den Rückstand vollständig einholt. Die Wachstumsprozesse sind also tatsächlich auf beiden Seiten dieselben, kommen jedoch an der konkaven Seite nur etwas später zustande als an der konvexen.

Diese Betrachtung stimmt daher mit unserer obigen Auffassung, daß der Reiz an der konvexen Seite eher anlangen würde als an der konkaven, vollkommen überein, und daraus ergibt sich dann weiter, daß der hierbei wirkende Reiz ausschließlich der der Schwerkraft ist.

Was nun die Erklärung aller dieser Erscheinungen mit Hilfe unserer Hypothese anbetrifft, so kann sie eine äußerst einfache sein: die Mittelfelder der Statozysten (welche also offenbar im Fruchtknoten zu suchen wären) liegen anfänglich den unteren Querwänden an (Fig. 18 a) und verschieben sich kurz nachher nach der oberen Querwand (b), was ein Umkippen der Knospe zur Folge hat (c). Während der Stiel nun in der beschriebenen Weise weiter in die Länge wächst, bleibt das Mittelfeld an Ort und Stelle (d). Kurz vor dem Aufblühen schlägt es jedoch den Rückweg ein, bis es wieder an der unteren Querwand angelangt ist (e) und als Folge dessen erhebt sich der Stiel wieder und streckt sich völlig gerade (f).

Die geotropische Reaktionsfähigkeit des Blütenstieles beschränkt sich jedoch nicht auf das bisher Besprochene, weil ein horizontal gestellter

junger Stiel sich alsbald in seinem unteren Teile negativ-geotropisch krümmt; diese Krümmung findet stets statt, welches auch die Richtung sei, in welche die Krümmungsebene des Bogens gestellt wurde (Vöchting).

Diese doppelte Schwerkraftreaktion eines einzigen Pflanzenteiles ist eine höchst auffallende, obwohl nicht gerade seltene Erscheinung. Sie wird auch hier noch näher besprochen werden müssen.

Papaver argemonoides verhält sich etwas abweichend, indem der Blütenstiel bisweilen nicht eine halbe, sondern anderthalbe Schlinge bildet; das eine Mal nimmt die weitere ganze Schlinge auch dieselbe Richtung wie die erste halbe, das andere Mal schlägt sie jedoch die entgegengesetzte Richtung ein. Bisweilen treten auch noch andere, seitliche Krümmungen auf, aber in allen Fällen gerät die Knospe am Ende dennoch in die übliche hängende Lage (vgl. Vöchting, l. c. S. 95 und Taf. I, Fig. 10, 12). Auch diese Erscheinungen sind von unserem Standpunkte leicht zu erklären: wenn die empfindlichste Stelle des Statozysten zuerst, wie üblich, von unten nach oben gewandert ist, wodurch die halbe Schlinge entsteht, setzt sie den Weg weiter fort, erst nach unten und dann wieder nach oben, und zwar entweder in der ursprünglichen oder in der entgegengesetzten Richtung. In den sonstigen Fällen tritt eine unregelmäßige Verschiebung ein, aber am Ende ist ihre Lage demnach stets dieselbe, zw. an der unteren Querwand.

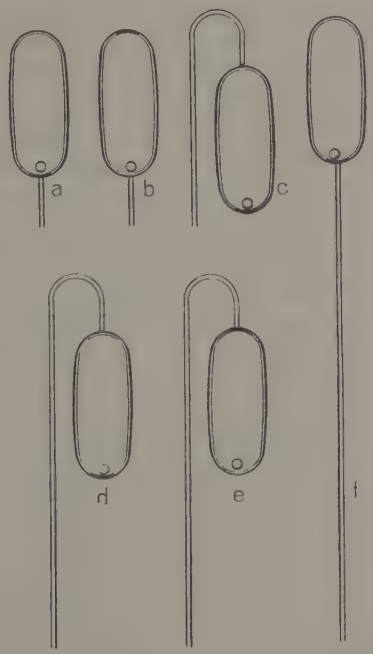


Fig. 18.

Die Erklärung für Tussilago würde, nach dem oben Gesagten, eine vollkommen ähnliche wie für Papaver sein müssen; nur könnte man fragen, wieviel der zahlreichen Fruchtknoten zur Auslösung der Reizbewegungen des Stieles erforderlich wären und ob vielleicht schon ein einziger aus dem ganzen Körbchen dazu ausreichte.

Die bekannten Erscheinungen, welche an Blüten und Fruchtständen von Geranium und Erodium zu beobachten sind (vgl.

Vöchting, l. c., S. 162, 171), weisen im großen und ganzen auf eine weitgehende prinzipielle Ähnlichkeit mit denen von Papaver und Tussilago hin: die junge Blütenknospe hängt senkrecht herunter, richtet sich erst beim Aufblühen empor und behält die senkrechte Stellung bis zur Reife der Früchte. Der Hauptunterschied, welcher tatsächlich jedoch nur auf eine Nebensache Beziehung hat, besteht darin, daß die eigentümlichen Krümmungen, welche hier nach der Befruchtung auftreten, nur in den Gelenken (erstens zwischen Blüten- und Infloreszenzstiel, zweitens zwischen Infloreszenzstiel und Stengel) auftreten, während die völlig ausgewachsenen Stiele selber dabei gerade bleiben. Demnach beherrscht eine Reizung sozusagen die Krümmung in zwei durch eine größere Strecke voneinander getrennten Gelenken.

Zumal auch bei diesen Pflanzen war es auffallend, daß bei Nichtbefruchtung irgendeiner Blüte ihre eigene weitere Bewegung ausbleibt, und daß bei Zerstörung des ganzen, jungen Fruchtknotens die Blüte sich alsbald erhebt, wie bei Papaver also. Weiter konnte Vöchting zeigen, daß die betreffenden Bewegungen ungestört verlaufen, selbst nachdem vier der fünf jungen Samen verletzt wurden.

Die hier besprochenen Beispiele von Bewegungen von Blüten und Früchten beziehen sich wohl auf alle dabei vorkommenden und am ausführlichsten untersuchten Haupttypen; sie reichen daher wohl aus, um zu zeigen, daß sie alle, selbst die scheinbar verwickeltsten, in einfacher Weise mit Hilfe unserer Hypothese zu erklären sind. Die Stellungsänderungen symmetrischer Blüten, soweit sie nicht schon früher (S. 258) behandelt wurden, werden weiter unten (S. 275) besprochen.

δ) Epinastie und Hyponastie.

Epinastie und Hyponastie beruhen nach de Vries[1]) auf jedesmaligen Unterschieden in den Wachstumsgeschwindigkeiten von Ober- und Unterseite plagiotroper Organe. Zuerst wurden sie der Wirkung von einem inneren, noch unbekannten Einflusse zugeschrieben, doch weil die Pflanzenteile stets bestrebt sind, die Krümmungen in einer vertikalen Ebene auszuführen, mußte man wohl annehmen, daß allerdings die Schwerkraft dabei nicht unwirksam ist. In der Literatur wird von 1910 an, zuerst von Kniep (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, S. 1), auf Grund von Versuchen zumeist mit Blättern von Lophospermum, auf den Zusammenhang von Epinastie mit Geotropismus den Nachdruck gelegt.

1) Arb. des bot. Inst. Würzburg, 1872, Bd. I, S. 252.

Da also die Ursache tatsächlich noch unvollständig bekannt ist, könnten wir jetzt versuchen, ihr durch Analogie auf die Spur zu kommen, in der Weise z. B., wie ich es hier versuchen möchte.

Unter den Papaver-Arten gibt es nur sehr wenige, bei welchen die Knospen fortwährend senkrecht emporstehen, bei den meisten beschreibt der junge Blütenstiel dagegen alsbald die oben beschriebene Krümmung über 180°. Etwas abweichend verhält sich P. argemonoides, wie oben (S. 271) beschrieben, welche sich über $3\times180°$ krümmt.

Ist also bei dieser Art das Bilden von anderthalber Schlinge eine Ausnahme, Regel scheint solches dagegen bei Allium controversum (Syn. von A. pyrenaicum?) zu sein. Vöchting bildet sie ab (Taf. II, Fig. 1), doch war er nicht in der Lage, sie genügend physiologisch zu untersuchen; dennoch ist es, nach dem Vorhergesagten, nicht zweifelhaft, daß sie sich, in ihrem Verhalten der Schwerkraft gegenüber, den Papaver-Arten vollkommen ähnlich verhält.

Alle jene Fälle werden in der Physiologie jedoch nicht unter Epi- und Hyponastie gerechnet. Sehr auffallende Beispiele davon sind dagegen die epinastisch eingekrümmten Farnblätter, sowie einige Ranken (Cucurbitaceae). Sie stehen immer in der Vertikalebene und bilden eine flache Spirale von einzelnen Windungen, bei Farnen bisweilen nur $1^1/_2$ oder 2, bei Ranken mehrere. Was diese Krümmungen angeht, würden sie sich also der obengenannten Beispielsreihe anschließen, so daß die Frage vor der Hand liegt, ob sie sich auch physiologisch den Blüten der Papaver-Arten ähnlich verhalten würden.

Hierzu wäre noch folgendes zu bemerken: wie schon erwähnt, ist der untere Teil der Blütenstiele von Papaver negativ geotropisch, eine Eigenschaft, welche dem Ausführen der oberen Krümmung, welche doch stets in einer Vertikalebene stattfindet, sehr zugute kommt. Auch in vielen anderen, unten näher zu besprechenden Fällen kommt eine solche doppelte Schwerkraftreaktion eines einzigen Organes vor.

Da diese Eigenschaft daher offenbar als eine bestimmte Anpassung zur Orientierung der Organspitze, der Schwerkraft gegenüber, aufzufassen ist, kam es mir nicht unwahrscheinlich vor, daß Versuchsergebnisse, wie für Papaver beschrieben, auch mit jungen Farnblättern zu erzielen sein müßten.

Nur einzelne orientierende Versuche wurden angestellt, welche alsbald zeigten, zuerst, daß auch die jungen Blattstiele von Pteris serrulata und Adiantum sich in ihrem unteren Teile negativ geotropisch krümmen, nachdem die Pflanze in die gehörige Stellung

gebracht war. Zweitens zeigte sich, daß nach dem Abschneiden aller Blattscheiben (also nach Durchschneiden des Stieles gleich unterhalb der ersten Verzweigung) die Stiele von jungen Blättchen nicht mehr weiter wuchsen, daß auch schon am nächsten Tage die Krümmung sehr deutlich zurückgegangen war, und daß dieses Entrollen sich auch, zwar langsam, in den folgenden Tagen fortsetzte.

Diese Ergebnisse entsprachen also völlig meiner Erwartung; daß die Versuche in noch viel ausgedehnterer Weise auch mit anderen Farnen wiederholt werden müssen, ist selbstverständlich, wäre es nur, weil es nicht von vornherein sicher ist, daß alle Farnblätter bei solchen Versuchen sich vollkommen gleich betragen werden.

Wenn man nun bedenkt, daß auch diese Blätter im allerjüngsten Stadium gerade sein müssen (bei einer Länge von z. B. 1 mm ist eine Spiralkrümmung doch überhaupt ausgeschlossen) und daß sie in erwachsenem Zustande ebenfalls wieder gerade sind, so kann man auch hier, wie zuvor bei Papaver, das Wachstum derart vorstellen, daß die betreffenden Vorgänge an allen Seiten zwar in gleicher Weise verlaufen, doch daß sie sich an der Unterseite früher abspielen wie an der Oberseite; am Ende hat doch jede Seite des Stieles sich um gleichviel verlängert.

Dasselbe gilt ohne Zweifel auch für die jungen Ranken, welche im ausgewachsenen reizbaren Zustande wieder ganz gerade sind. Nur später, wenn ihre Reizbarkeit vorüber ist, tritt ein erneutes Wachstum auf, doch dann allein an der Oberseite, welches die Ranken sich definitiv aufrollen läßt, aber meistens nicht in einer flachen Spirale, sondern in Korkenzieherform. Dabei wird stets die Oberseite zur konvexen Seite, das heißt also, daß das zuletzt, beim Geradewerden aufgehörte Wachstum aufs neue anfängt; diese ist jedoch offenbar physiologisch von ganz untergeordneter Bedeutung.

Es scheint also, im Anschluß an die genannten Beispiele, möglich, daß die Ranke während der flachen Spiralrollung unter dem Einfluß des Schwerkraftreizes steht (der negative Geotropismus des sie tragenden Stengelteiles kann auch hier wieder diese Krümmungsebene stets vertikal stellen), doch muß dieses noch von Anfang an bewiesen werden; Untersuchungsmaterial steht mir jetzt im Winter nicht zur Verfügung.

Die Epi- und Hyponastie der Blätter wurde zuerst von de Vries (l. c. S. 223) eingehend untersucht; zu seinen Versuchen verwendete er nicht nur ganze Blätter, sondern auch nicht selten nur die, am Blattstiel verbliebenen, Blattmittelrippen. Für unseren Zweck genügt es hier, als Hauptergebnis zu erwähnen, daß die Blätter, je nach ihrem Alter,

Epi- oder Hyponastie aufweisen, daß die Krümmungen stets in der Vertikalebene verlaufen, und daß auch der Blattstiel außerdem negativ geotropische Bewegungen ausführen kann.

Da bei den Blättern also dieselbe Kombination von Epi- und Hyponastie mit negativem Geotropismus des unteren Organabschnittes zutage tritt, so wäre es denkbar, daß auch dort die ersteren dieser Krümmungen eher mit dem Schwerkraftreize als mit irgendeinem inneren Reize zusammenhängen würden.

Unter diesen neuen Gesichtspunkten wäre demnach eine ausführliche Nachuntersuchung von allen Erscheinungen, welche mit Epi- und Hyponastie zusammenhängen, dringend geboten.

Während es deutlich ist, daß ein epi- oder hyponastisches Sichsenken und Erheben von Blättern usw. durch Verschieben des statischen Apparates in senkrechter Richtung zu erklären wäre, da diese Bewegungen denen von Narcissus usw. so sehr ähnlich sind, so gestatten unsere bisherigen dürftigen Kenntnisse uns dagegen nicht, zu vermuten, durch welche inneren Vorgänge das Aufrollen und Entrollen von einigen Ranken und Blättern veranlaßt wird.

b) Verschiebung des Apparates in der Querrichtung.

Die meisten Krümmungen, welche in einer oder anderer Weise mit dem Schwerkraftreize zusammenhängen, finden stets in der Vertikalebene statt; solches ist jedoch keine Notwendigkeit, und so kommen Abweichungen von dieser Regel dann auch nicht selten vor. Die auffallendsten Beispiele davon trifft man unter den zygomorphen Blüten an.

Zygomorphe Blüten.

Die Krümmungen, welche diese Blumen zeigen können, sind oft verwickelter Natur, und so war es denn auch der Zweck Nolls ausgedehnter Untersuchungen über ihre Ursache Klarheit zu gewinnen[1]).

Das Hauptergebnis seiner Versuche war, daß bei der normalen Orientierung ein bis drei verschiedene Faktoren eine Rolle spielen. Die Bewegungen bestehen stets und in erster Linie aus einer Krümmung in senkrechter Richtung, einer „Mediankrümmung", welche aber mit einer seitwärts gerichteten kombiniert werden kann. Erstere beruht auf negativem Geotropismus, letztere entweder auf „heliotropischer Lateralbewegung" oder auf „exotropischer Lateralbewegung",

1) Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zum Erreichen derselben. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, I, 1885, S. 189—252; II, 1887, S. 315—371.

je nachdem das Licht dabei eine Rolle spielt oder nicht. Die „Exotropie“ tritt nur bei nicht oder schwach heliotropischen Blüten auf, doch bildet sie eine Komponente, welche von nicht konstanter Natur ist, und daher, fügt Noll hinzu, bedeutet sie eine Orientierung gegenüber der Mutterachse, welche nicht von äußeren Richtkräften veranlaßt wird, sondern von der Mutterpflanze selbst ausgeht (S. 370).

Da also der Geotropismus stets wirksam ist, Heliotropismus und Exotropismus dagegen nicht immer, so spielt ersterer stets und unbedingt die Hauptrolle. Zu bemerken wäre hier noch, daß Noll wiederholt den Nachdruck darauf legt, daß die normale Lage stets auf kürzestem Wege erreicht wird.

Von den besonderen Ergebnissen einiger seiner Versuche möchte ich hier folgendes hervorheben:

Zuerst: daß, während es sonst immer die Blütenachsen sind, in welchen die Krümmungen stattfinden (die unterständigen Fruchtknoten schließen sich darum in ihrem Verhalten auch den Achsen an, wie bei Orchideen), es auch vorkommen kann, daß die Krümmung (Torsion) gänzlich in die Kronenröhre verlegt wird, wie z. B. die Torsion bei Justicia u. a.[1]) und die Mediankrümmung bei Goldfussia.

Zweitens: daß, wenn der obere Teil einer Infloreszenz entfernt wird und die obere Blüte dadurch eine freie Beweglichkeit bekommt (Ophrys) oder auch wenn die Infloreszenzspindel nur eine einzelne Blüte trägt (Cypripedium), diese ihre Normalstellung nicht, wie sonst, durch Torsion erreicht, aber durch einfaches Überbiegen nach der anderen Seite der Spindel (S. 338).

Diese kurz zusammengefaßten allgemeinen Ergebnisse zeigen, daß, obwohl die normale Lage durch Wirkung von ein, zwei oder drei Bewegungsursachen erreicht wird, die Ruhelage schließlich stets dieselbe ist. Eine solche fixe Ruhelage kann jedoch nur von einer einzigen Ursache abhängig sein, denn, wenn sie des Zusammenwirkens mehrerer Faktoren bedürfe, so könnte der Erfolg nicht immer so ganz genau derselbe sein. Nur so könnte es z. B. erklärt werden, daß die Bewegungen von Ophrys je nach den Umständen in verschiedener Weise verlaufen, und doch schließlich das Labellum genau nach unten gekehrt wird.

Jede Erklärung muß daher unbedingt damit Rechnung tragen, daß es bei allen zygomorphen Blüten nur eine einzige Ruhelage gibt. Noll hat auf diesen Umstand keinen besonderen Nachdruck gelegt und ihn daher auch bei seiner Erklärung unbeachtet gelassen.

1) Merkwürdigerweise können nötigenfalls auch die schlauchförmigen Blätter von Darlingtona eine ähnliche Torsion des Schlauches erleiden (S. 365).

Unsere Hypothese gibt dagegen sofort Antwort auf die Frage, warum solches der Fall ist: z. w. weil die Ruhelage ausschließlich durch die Lage des Mittelfeldes der Statozyste bestimmt wird.

Was die Erklärung der Art der Bewegungen selber betrifft, wollen wir hier die Fälle besprechen, in welchen der Heliotropismus keine Rolle spielt und nur Geotropismus (vertikal), mit oder ohne Exotropismus (lateral), die Krümmung verursachen.

Da diese Bewegungen sehr oft nicht in derselben Ebene stattfinden, sind sie meistens schwierig durch Skizzen zu verdeutlichen; auch für diese Fälle ist daher unser Glasmodell von S. 239 unbedingt notwendig.

Bei Bewegungen ausschließlich in der Vertikalebene fällt offenbar auch der Exotropismus aus, so daß sie auf Grund unserer Hypothese und in derselben Weise wie oben, durch eine Verschiebung der empfindlichsten Stelle in der senkrechten Richtung erklärt werden können. So z. B. der soeben genannte Fall von Cypripedium, aber auch der von Ophrys nach dem Entfernen der oberen Teile der Infloreszenz. Fig. 19 könnte den ganzen Vorgang bei letzteren vorstellen; in a: ein Teil einer ganz jungen Spindel, von welcher der Gipfel entfernt wurde, mit einer Blüte in nicht resupinierter Stellung; in b: ältere Blüte, welche sich zur Resupinierung anschickt, weil die empfindlichste Stelle schon an die andere Seite des Blütenstieles gerückt ist; in c: Überbiegen der Blüte, in der Vertikalebene, bis in ihre Ruhestellung. Für die einzige Blüte am Schafte von Cypripedium würden diese Skizzen ebenfalls gelten.

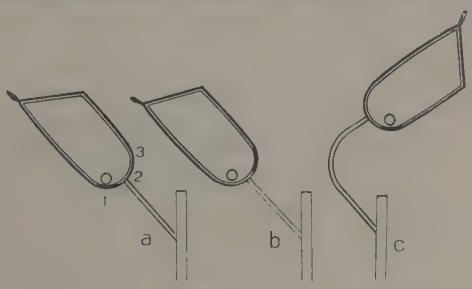


Fig. 19.

So müßte das einfache Hinüberrücken der schief unten liegenden empfindlichsten Stelle (1) nach der gegenüberliegenden Stelle, also von 1 über 2 nach 3, die beschriebene Krümmung in der Vertikalebene veranlassen.

An den aufrecht stehenden Ähren der Orchideen tritt jedoch gewöhnlicherweise die bekannte Torsion der Fruchtknoten über 180° auf; sie ist eigentlich nicht eine richtige Torsion (mit gerade gebliebener Achse also), sondern vielmehr eine steile Spirale von einem halben Umgange. Mit unserer Hypothese könnten wir eine Torsion dadurch

entstanden denken, daß, wie in Fig. 20 d, die reizbarste Stelle von 1 nach 3 übersiedelt, dabei den Weg über 4, also an der Hinterwand der Statozyste entlang, nehmend, während die schwache Spirale entstehen würde, wenn sie, ebenfalls an der Hinterwand, der S-förmig gebogenen Linie, über 5, folgt. Die Skizzen 20 a, b, c können zu gleicher Zeit angeben, wie die Bewegung der Knospe selber vor sich geht.

Noll faßt auch hier die ganze Bewegung als ein Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Lateralbewegung auf, doch sagt er ausdrücklich (S. 337), daß die geotropische Mediankrümmung, also der negative Geotropismus, den Kardinalpunkt der ganzen Orientierungsbewegung darstellt. Schon früher (S. 258) wurden diese Verhältnisse hier besprochen.

Beachtenswert sind in dieser Beziehung außerdem die abweichenden Erscheinungen, welche bei einzelnen Orchideen anzutreffen sind. Einige Microstylis- und Malaxis-Arten, sowie Angraecum superbum

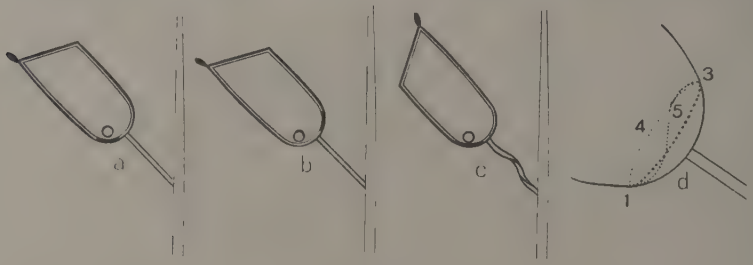


Fig. 20.

zeigen stets ein nach oben gerichtetes Labellum; dabei ist jedoch die Torsion nicht unterblieben, sondern sie hat sich im Gegenteil von 180° bis auf 360° vergrößert (S. 341). Die zweite Hälfte dieser Torsion könnte man, nach Noll, betrachten als „eine innere Umstimmung, an ein gewisses Altersstadium der Blüte gebunden". Diese Umstimmung bestände nach unserer Auffassung darin, daß die reizbarste Stelle, welche von 1 nach 3 verschoben wurde (Fig. 20 d), ihren Weg jetzt an der Vorderwand der Statozyste, also weiter, fortsetzt und so wieder in 1 anlangt, womit eine weitere Torsion um 180° verbunden sein müßte. Etwas Ähnliches wurde schon oben (S. 271) bei Papaver argemonoides besprochen; Fälle von Umkehrung der Bewegung, wie bei dieser Pflanze, wurden bei den Orchideen jedoch noch nicht beobachtet.

2. Andauernde Verschiebung des statischen Apparates.

Wenn zur Erklärung der bisher in diesem Abschnitte besprochenen Bewegungen angenommen werden mußte, daß der statische Apparat an

gewissen, wohl durch innere Ursachen bestimmten, Momenten seine Lage ändert, so steht dem nichts entgegen, anzunehmen, daß er auch in bestimmten Fällen längere Zeit hindurch eine andauernde Verschiebung erleidet, wenn dadurch wieder neue Bewegungen in unseren Betrachtungskreis hineingezogen werden. Die Folge einer solchen anhaltenden Verschiebung müßte dann sein, daß auch das betreffende Organ sich fortwährend bewegt und eine definitive Ruhelage nie erreicht. Umgekehrt liegt es, vor der Hand anzunehmen, daß, wo solche unaufhaltsamen Bewegungen vorkommen, sie nur von irgendeinem fortwährenden Verschieben, innerhalb des reizperzipierenden Struktures, eingeleitet werden müssen. Es wäre solches um so wahrscheinlicher, als alle diese Bewegungen bekanntermeise ebenfalls auf Wachstum beruhen, und es schon darum wahrscheinlich ist, daß sie gerade mit dem Schwerkraftreize in so enger Beziehung stehen.

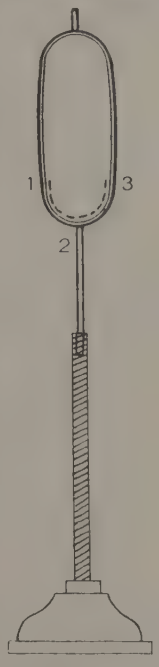


Fig. 21.

a) Pendelnde Nutation.

Die pendelnde Nutation wurde wohl stets als eine vollkommen autonome Bewegungsform betrachtet, weil es nämlich nie gelungen, aber auch nie versucht war, zu zeigen, daß sie von irgendeinem äußeren Einfluß abhängig war. Weil sie jedoch wegen des sie begleitenden Wachstums mit der Schwerkraft zusammenhängen konnte, wurde untersucht, ob auch sie mittels unserer Hypothese begreiflich gemacht werden konnte.

Beigehende Fig. 21 stellt eines unserer Glasmodelle dar, mit einer Stahldrahtspirale versehen; bequemlichkeitshalber kann letztere, wie in der Figur vorgestellt, in einen Fuß von Holz oder Messing gesteckt werden. In vertikaler Lage stellt dieses dann also einen Stengel in der Ruhelage vor, weil im Statozysten die reizbarste Stelle ganz unten liegend (bei 2) gedacht wird; der ebenfalls stets unten liegende Statolith wurde hier nicht angegeben.

Wenn nun, in ähnlicher Weise wie früher besprochen, diese reizbarste Stelle seitwärts nach 1 hin, an der Papierebene entlang, verschoben wird, muß der Stengel dieser Verschiebung folgen und nach links überbiegen[1]). Geht dann die empfindlichste Stelle zurück, von 1 über 2 nach 3, so wird auch der Stengel zurückkehren, bis er ebensoviel nach

1) Vgl. hierzu was oben, S. 263, hierüber gesagt wurde.

rechts übergebogen ist, wie zuvor nach links. Geht jene Stelle wieder denselben Weg zurück nach 1 und weiter regelmäßig hin und her zwischen 1 und 3, dann muß so die pendelnde Bewegung, stets in der Vertikalebene, ebenso regelmäßig darauf folgen.

b) Rotierende Nutation.

Die Erklärung der rotierenden Nutation kann ebenfalls auf einer Basis fortwährender Verschiebung innerhalb der Statozyste beruhen und gestaltet sich dann nur wenig abweichend. Man braucht dazu nur anzunehmen, daß das Mittelfeld jetzt in einem senkrecht zur Achse gestellten Kreise regelmäßig herumgeführt wird, wie in Fig. 22 angegeben; die Stengelspitze wird dann zuerst in einen gewissen Winkel überbiegen, um weiter jener kreisenden Bewegung des Mittelfeldes genau zu folgen; so muß sie ebenfalls einen horizontalen Kreis im Raume

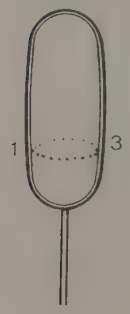


Fig. 22.

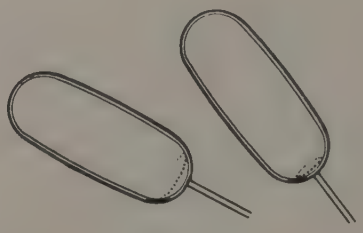


Fig. 23.

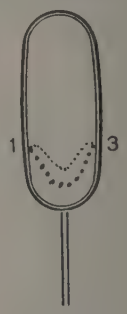


Fig. 24.

beschreiben. Die Stengelspitze wird, begreiflicherweise, um so mehr überhängen, je weiter der Kreis, welchen das Mittelfeld beschreibt, von der Basis der Statozyste entfernt ist, und so können dabei verschiedene Stellungen, wie z. B. in der Fig. 23, erreicht werden.

Der Stengel beschreibt jedoch nicht immer genau einen Kreis, sondern öfters ein mehr oder weniger in die Länge gezogenes Oval. In diesen Fällen müßten die Distanzen zwischen Mittelfeld und Basis an zwei einander gegenüberliegenden Stellen größer sein, wie die an zwei, mit ersteren abwechselnden Stellen, und so müßte der Statolith einen geschlängelten Weg, wie in Fig. 24 angegeben, nehmen; unter diesen Umständen wird der Stengel dann auch an den höher liegenden Punkten der Linie mehr überbiegen müssen wie an den niedrigeren.

Wenn nun aber diese beiden niedrigeren Punkte immer mehr der Basis sich näherten, müßte die rotierende Nutation schließlich in eine

pendelnde übergehen; tatsächlich ist diese dann auch eigentlich, in mechanischem Sinne, nur ein besonderer Fall der rotierenden Nutation.

Gerade dieses ist jedoch für unsere Erklärung von besonderer Bedeutung. Schon 1883 wurde nämlich von Baranetzky[1]) gezeigt, daß die rotierende Nutation von der Einwirkung der Schwerkraft abhängig ist; wenn daher die pendelnde Nutation nur einen extremen Fall der rotierenden darstellt, so muß erstere ebenfalls durch den Schwerkraftreiz veranlaßt werden, was auch schon aus unserer theoretischen Betrachtung hervorging, so daß dieses wiederum für die Wahrscheinlichkeit unserer Auffassungen spricht.

c) Bewegung von Schlingpflanzen.

So wenig es bisher versucht wurde, die beiden vorhergehenden Bewegungsformen gründlich zu erklären, um so häufiger waren dagegen die Versuche, um das so viel auffallendere Winden der Schlingpflanzen zu deuten. Daher kommt es auch, daß die Literatur über diesen Gegenstand eine so sehr umfangreiche ist. Wir wollen uns hier, unserem Plane gemäß, ausschließlich beschäftigen mit der Frage, welcher Reiz dabei wirksam ist und wie er die Bewegung veranlaßt und beherrscht; dadurch können die verschiedenen Theorien, welche sich nur mit der Ausführung der Bewegungen beschäftigten, unbesprochen bleiben.

Daß das Winden mit rotierender Nutation verwandt ist, war schon längst bekannt, und so wird denn auch vielfach das Winden nur als rotierende Nutation aufgefaßt. Theoretisch ist dieses zwar nicht unrichtig, aber es wäre meines Erachtens doch besser nur dann von rotierender Nutation zu sprechen, wenn die Bewegung nicht zum typischen Verhalten der eigentlichen Schlingpflanzen, zum Winden, führt.

Der Schwerkraftreiz ist für das Winden unentbehrlich, was schon hieraus hervorgeht, daß Schwendener (1881) zeigen konnte, daß am Klinostaten das Winden aufhört; weiter, daß Sachs nachwies[2]), daß bei Umkehrung einer windenden Pflanze die Richtung des Windens umkehrt, und schließlich, daß Noll[3]) den Einfluß der Zentrifugalkraft auf den Windevorgang experimentell feststellte, was also ebenfalls auf die Wahrscheinlichkeit ihrer Abhängigkeit von der Schwerkraft hinweist.

Die Erklärung des Windens wurde stets durch das Auftreten zweier Nebenerscheinungen erschwert; erstens, daß für jeden Kreis,

1) Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'Ac. Imp. de St. Pétersbourg 1883, Serie VII, T. 31.

2) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882, S. 820.

3) Neue Versuche über das Winden von Schlingpflanzen. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn 1901.

welchen die Stengelspitze beschreibt, diese eine Drehung um ihre eigene Achse ausführt, zweitens, daß an erwachsenen Stengelteilen sehr oft eine mehr oder weniger kräftige Torsion sich einstellt. Was diese letztere anbetrifft, ist sie sehr nebensächlicher Natur und kommt wohl nur dadurch zustande, daß beim Aufhören des Längenwachstums des betreffenden Stengelteiles das Bastparenchym sich noch auszudehnen versucht, während die inneren Gewebe, vielleicht wegen der Ausbildung von sekundärem Xylem, nicht mehr nachgeben können. Diese Torsion braucht demnach mit dem eigentlichen Windeprozeß nicht in irgendeiner ursachlichen Verbindung zu stehen.

Das Herumführen der Stengelspitze und ihre gleichzeitige Achsendrehung bilden somit den eigentlichen Teil des Problems, welches jetzt zur Erklärung vorliegen würde.

Einen wichtigen Beitrag dazu lieferte abermals Noll[1]), als er den damals schon nachgewiesenen Einfluß der Schwerkraft derweise präzisierte, daß ihr Reiz ein verstärktes Wachstum einer der Flanken hervorrufen würde, und zwar so, daß die eine Seite bei linkswindenden, die gegenüberliegende bei rechtswindenden Pflanzen die bevorzugte ist. Diesen Vorgang selber nannte er Lateralgeotropismus.

Was nun die Erklärung auf Grund unserer Hypothese betrifft, ist folgendes zu bemerken:

Das Herumführen der Stengelspitze in einem Kreise muß offenbar in derselben Weise wie die rotierende Nutation erklärt werden. Ihr Unterschied besteht doch nur darin, daß bei der Nutation der Stengelteil mehr oder weniger schief aufwärts gerichtet ist, während er beim Winden fast oder ganz horizontal steht. Wenn nun in unserem Glasmodell das Mittelfeld sich in einem quer zur Achse stehenden Kreise bewegt, welcher in der Mitte des Modells liegt, wie in Fig. 25 a angegeben, so muß der Stengel erstens bis in die horizontale Lage überbiegen und zweitens in dieser Lage herumgeführt werden.

Die diese Bewegung stets begleitende Achsendrehung, welche eine Umdrehung für jeden Kreis beträgt, ist eine mechanische Notwendigkeit, welche verhindert, daß der untere, senkrechte Teil des Stengels immer mehr tordiert wird; sie kann daher nicht als eine Bewegung für sich, welche einer besonderen Ursache und Erklärung bedürfen würde, betrachtet werden.

Der ganze Vorgang des Windens, von der Keimung an, wäre also folgenderweise aufzufassen: In dem jungen Stengel liegt, solange dieser

1) Heterogene Induktion. Leipzig 1892.

noch vertikal steht, der reizbarste Teil der Statozyste der unteren Querwand an; in einem gewissen Altersstadium bewegt er sich nach der Mitte einer der Seitenwände, von welcher Verschiebung das Überbiegen der Stengelspitze bis zu etwa horizontaler Richtung den Erfolg darstellt (vgl. S. 265). Sofort nachdem wird dieser reizbarste Teil in der Zelle langsam herumgeführt, stets die Mitte zwischen oberer und unterer Querwand haltend, bei linkswindenden stets in der einen Richtung, bei rechtswindenden stets in der entgegengesetzten. Hierdurch wird das Herumführen der Stengelspitze und zugleich ihre Achsendrehung veranlaßt, wodurch die bekannten losen Schlingen um die Stütze gebildet werden. Wenn die Statozysten älter werden, verschieben sich die Mittelfelder wieder nach der unteren Querwand und veranlassen dadurch das Wiedereintreten des ursprünglichen negativen Geotropismus, welcher die Schlingen steiler macht und sie schließlich der Stütze fest andrückt.

Von diesen Vorgängen kann man kaum eine gute Vorstellung gewinnen, ohne das obige Glasmodell mit Stahldrahtspirale und Fuß zu benutzen. Wenn auf dem senkrecht stehenden Modell außen ein Merkzeichen angebracht wird, die Spirale um 90° gebogen, und der Apparat dann in einem horizontalen Kreis herumgeführt wird, während das Stäbchen am oberen Ende nur leicht auf dem Finger ruht, ohne festgehalten zu werden, so zeigt das Merkzeichen alsbald an, daß der Apparat selber zu gleicher Zeit sich um seine Achse dreht.

Am besten noch wird die Bewegung so ausgeführt, daß man oben am Glasapparate ein längeres Stäbchen befestigt (mittels einer kurzen Stahldrahtspirale) und dieses an einem Seidenfaden derweise aufgehängt, daß es eine horizontale Lage annimmt. Dann kann der Faden in einem Kreis herumgeführt werden, ohne daß auf die Achsendrehung irgendwelcher Einfluß ausgeübt werden kann; außerdem wird so die ganze Bewegung viel übersichtlicher.

Es blieb jetzt also nur zu untersuchen, ob unsere Auffassung auch imstande ist, den Versuch von Sachs, daß eine umgekehrt aufgestellte Windepflanze ihre neue Windungen in entgegengesetzter Richtung vollbringt, zu erklären.

Die Schwierigkeit, sich die Kombination der beiden drehenden Bewegungen im Raume vorzustellen, machte, daß es mir zuerst erscheinen wollte, als wäre unsere Auffassung dazu unzureichend; als ich dann jedoch den Glasapparat zur Hand nahm, wurde es mit einem Male deutlich, daß auch die Sachssche Erfahrung nicht die geringste Schwierigkeit bietet. Obwohl also nur das Glasmodell die vollständige Einsicht in den ganzen Vorgang verschaffen kann, so will ich doch ver-

suchen, ihn hier so viel wie möglich durch Figur und Beschreibung zu ersetzen.

Fig. 25 a stellt den Apparat vor, wie angegeben; die Stahldrahtspirale ist in den Fuß gesteckt und über 90° zur Seite gebogen; der kleine Kreis im Innern ist wieder der Statolith, und die angrenzende Ellipse gibt den Weg an, welchen die reizbarste Stelle zurückzulegen hat;

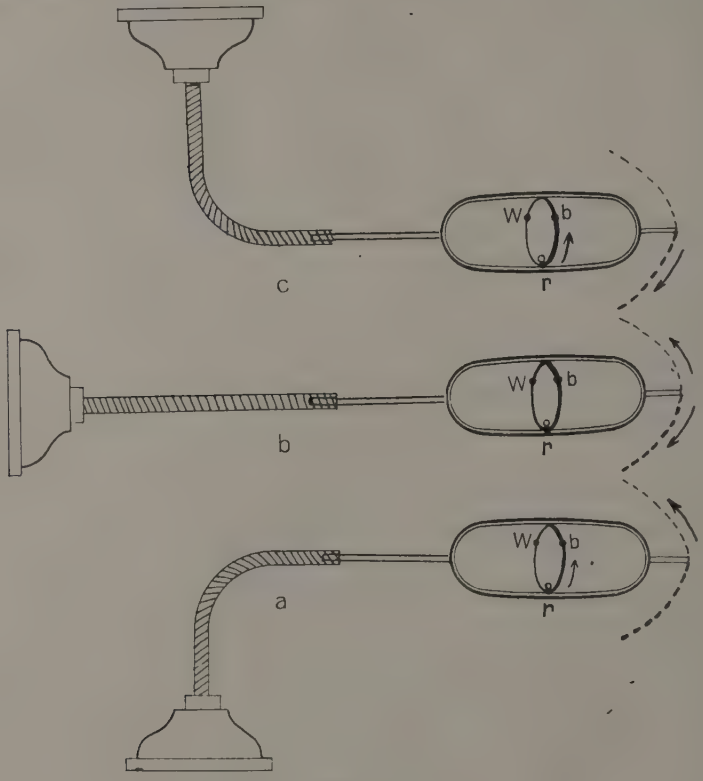


Fig. 25.

auf dem Modell wird dieser durch einen außen aufgeklebten, schmalen Papierstreifen angegeben. Auf diesen Streifen werden dann drei kleine Kreise von verschieden gefärbtem Papiere, der eine z. B. rot, der zweite weiß, der dritte blau, befestigt. Die punktierte, große Ellipse gibt den Weg, welchen die Spitze des Apparates beim Winden im Raume beschreibt, an; die großen Pfeile deuten auf ihre jedesmalige Drehungsrichtung.

Fig. 25 b stellt denselben Apparat vor, nur ist der Fuß seitlich gehoben, so daß die Spirale gerade geworden ist; in Fig. 25 c endlich

ist der Fuß nach oben gebogen und kann daher eine Pflanze in umgekehrter Lage vorstellen. Der Glasapparat selber hat also in den drei Figuren vollkommenn dieselbe Lage.

Wenn nun in Fig. 25 a der Quecksilbertropfen (der Statolith) dem roten Scheibchen (r) aufliegt und man will ihn z. B. den Weg über weiß (w) nach blau (b) zurücklegen lassen, also in der Richtung wie vom nebenstehenden kleinen Pfeile angegeben, so muß die Spitze des Apparates in einem Kreise in der Richtung des nebenstehenden großen Pfeiles, also zuerst nach hinten, herumgeführt werden. Derweise gelangt also, nach einem ganzen Umgange, das Quecksilber wieder auf rot an.

Man läßt dann vorerst die Lage des Apparates unverändert und biegt nur den Fuß nach oben, wie in Fig. 25 c dargestellt. Wenn man dann wieder den Quecksilbertropfen im Apparate denselben Weg will zurücklegen lassen, also wieder von rot über weiß nach blau, so muß die Spitze des Apparates jetzt nicht mehr in derselben, sondern gerade in der entgegengesetzten Richtung, in der Richtung des beistehenden Pfeiles, also zuerst nach vorne, herumgeführt werden.

Dieser, vielleicht unerwartete, Erfolg läßt sich durch die Fig. 25 b begreiflich machen, denn, wenn man in dieser Lage wiederum die Spitze des Apparates herumführt, in welcher Richtung es auch sei, so bleibt der Tropfen stets an derselben Stelle, auf rot, liegen. Der Apparat dreht bei dieser Aufstellung sich währenddem also gar nicht um seine Achse; so wäre die Lage b des ganzen Apparates daher als die Übergangsstellung zwischen den beiden anderen, a und c, aufzufassen. Dadurch wird es begreiflich, daß in den zwei letzteren Stellungen man die Spitze des Apparates in entgegengesetzten Richtungen herumführen muß, um eine gleichsinnige Achsendrehung zu erzielen.

Wenn die Richtung des Windens von einem Stengel umkehrt, wie es bei Solanum Dulcamara vorkommt, so wäre auch dieses durch ein Umkehren der Bewegung des Mittelfeldes zu erklären, ebenso wie beim Umkehren der Schlingenbildung bei Papaver argemonoides (S. 271).

Alle die Bewegungen, welche als ausschließlich von dem Schwerkraftreize veranlaßt aufgefaßt werden können, wurden hier oben besprochen. Der zweite Teil dieser Arbeit (Abschnitt II B) wird die sonstigen Bewegungen, bei welchen also auch andere Reize eine Rolle spielen, behandeln.

Leiden, Botanisches Institut.
März 1928.

Über Spathicarpa sagittifolia Schott.

Mit einem Anhang über

die Stellung der Spathicarpeen im System der Araceen.

Von **Wilhelm Troll** (München).

(Mit 28 Abbildungen im Text.)

„Als durch Hooker die Gattung Spathicarpa im Jahre 1831 bekannt wurde, erstaunte die botanische Welt, mit allem Rechte, über die wunderbare Einrichtung des Blütenstandes dieser Aroidee. Derartige Blütenverteilung oder, wie es damals hieß, solche Mischung von männlichen und weiblichen Organen war vorher noch nie in dieser Gruppe wahrgenommen worden." Mit diesen Worten wies Schott[1]) im Jahre 1858 nachdrücklich auf die eigenartige Infloreszenzbildung der kleinen Aracee hin, die indes bis heute noch keine „Erklärung" gefunden hat. Nicht minder auffallend an dieser Pflanze ist aber die andere Tatsache, die ebenfalls schon Hooker[2]) hervorhob: daß der Spadix zu fehlen scheint und „that the nacked flowers were seated in a line upon the inner surface of the spatha itself", eine Eigentümlichkeit, welche auch die Benennung der Pflanze veranlaßt hat („propter fructus spathae insidentes"). Daß dabei eine „Verwachsung" von Spatha und Spadix vorliege, hat Hooker selbst allerdings nur von ferne angedeutet durch den Hinweis auf „Caladium Seguinum". Schott[3]) dagegen spricht sich bereits bestimmt dafür aus, daß der Spadix hier nicht etwa fehle, sondern „spathae ex toto accretus" sei, eine Anschauung, die freilich erst durch Goebels[4]) Mitteilung der frühen entwicklungsgeschichtlichen Stadien sich bestätigen ließ.

1) Schott, H., Über Spathicarpa Hooker. Bonplandia VI, Jahrgang 1858, S. 123 f.

2) Hooker, W. J., Botanical Miscellany. 2. Bd., London 1831, S. 146 f.

3) a. a. O. S. 124. Außerdem: Genera Aroidearum. Vindobonae 1858, S. 67 und Prodromus systematis Aroidearum. Vindobonae 1860, S. 341 ff.

4) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 1. Aufl., Jena 1898—1901, S. 46 f. Unsere Pflanze ist dort irrigerweise als Spathiphyllum platyspatha bezeichnet (berichtigt in der 3. Aufl., I. Bd., Jena 1928, S. 640).

Es erschien mir nun von vornherein wahrscheinlich, daß beide Eigentümlichkeiten: die (von der bei anderen Araceen beobachteten) abweichende Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten in der Infloreszenz, sowie die Verwachsung von Spatha und Spadix irgendwie miteinander zusammenhängen müßten; in der Weise nämlich, daß das veränderte Wachstum des Kolbens und seines Hüllblattes die andersartige Blütenverteilung bedinge. Ein wirkliches Verständnis dieser Verhältnisse kann eben nur durch eine entwicklungsgeschichtlich unterbaute vergleichende Betrachtung erzielt werden.

Bei den einschlägigen Untersuchungen ergaben sich aber auch noch Einblicke in die Blütenentwicklung und den Bau der eigenartigen „Synandrien" dieser Pflanze, vor allem auch der Antheren, deren Öffnungsmechanismus, wenigstens in den wesentlichen Zügen, studiert und mit dem anderer Araceen verglichen wurde. Die diesbezüglichen Mitteilungen bilden den zweiten Teil unserer Abhandlung. Und endlich ist in einem Anhang noch die Frage nach der systematischen Stellung von Spathicarpa und einigen verwandten Formen aufgerollt worden, da auf Grund der vorausgegangenen Untersuchungen ihre Zugehörigkeit zu den Aroideen im engeren Sinne fraglich erschien.

I. Morphologie der Infloreszenz.

Die Verteilung der Blüten am Kolben der Araceen ist weithin sehr gleichförmig, wenn wir uns hier allein an die Formen halten, bei denen eine Differenzierung in weibliche und männliche Blüten stattgefunden hat. Den unteren Teil der Infloreszenz nehmen stets die weiblichen Blüten ein, während die männlichen über ihnen stehen, vom weiblichen Abschnitt oft durch ein steriles Zwischenstück getrennt. Wie diese Differenzierung sich vollzog, haben wir an anderer Stelle dargetan[1]). Besonders merkwürdig sind dabei jene Formen, bei denen der männliche Abschnitt der Infloreszenz abermals eine Gliederung erfuhr. Es bleiben nämlich bei vielen Arten die Blütenanlagen im oberen Teile desselben steril, verwachsen ferner miteinander und umhüllen dann als dicker fleischiger Mantel das Ende des Kolbens. Eine solche Form ist in Fig. 1 dargestellt. Man sieht, wie der (allein sich entfaltende) Spreitenteil der Spatha sich nach unten gekrümmt hat und der männliche Infloreszenzabschnitt frei aus dem Kessel der Spatha emporragt. Die Grenze zwischen fertilem und sterilem Abschnitt ist außerordentlich scharf. Während bei verwandten Formen, z. B. Xanthosoma-Arten

1) Vgl. Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928, S. 43 ff.

(Fig. 27), der Kolben bis gegen die Spitze hin mit fertilen männlichen Blüten von derselben schildförmigen Gestalt wie bei der in Fig. 1 dargestellten Alocasia-Art bedeckt ist, hat sich hier eine strenge Differenzierung vollzogen, welche bei anderen Alocasia-Arten (z. B. A. Lowii, Hooker f.) noch weitergebildet ist. Es erscheint bei ihnen nämlich über dem sterilen Abschnitt noch eine kurze nackte Kolbenspitze, so daß der ganze Kolben die in Fig. 2 *III* schematisch festgehaltene Gliederung aufweist. Das ist aber im Prinzip dieselbe Einteilung des Kolbens, die uns auch bei den höchstdifferenzierten Araceen wieder begegnet. Man braucht sich den Mantel steriler männlicher Blüten nur sehr schmal vorzustellen, so daß das nackte Kolbenende beträchtliche Ausmaße erreicht: dann bekommt man dieselben Verhältnisse wie etwa bei Arum, wo die sterilen Blüten über dem fertilen männlichen Abschnitt nur als schmaler Kranz entwickelt (Schema Fig. 2 *IV*) und die nackten, nur aus einem monomeren Fruchtknoten bestehenden weiblichen Blüten, wie auch sonst, ganz auf die Basis des Blütenstandes beschränkt sind.

Fig. 1. Infloreszenz von Alocasia odora C. Koch. Die Spatha bildet unten einen Kessel, aus dem der männliche Infloreszenzabschnitt herausragt. Über den fertilen männlichen Blüten folgt ein Mantel steriler, welcher das Ende des Kolbens einnimmt. Der vexillare Teil der Spatha ist nach unten gekrümmt. ca. $^1/_3$ nat. Gr.

Ganz anders verhält sich darin die Infloreszenz von Spathicarpa. In Fig. 3 ist eine solche im Knospenzustand dargestellt, wo die Spatha eingerollt ist und die noch jungen Blüten schützend umgibt. Die Entfaltung erfolgt durch ein Spannungsgewebe, das vor allem von der Epidermis der Spathaoberseite und noch einer oder mehreren subepidermalen Zellschichten gebildet wird [1]). Die Spatha breitet sich alsdann flach aus, und es werden die entlang ihrer Mittellinie stehenden Blüten sichtbar (Fig. 4).

1) Vgl. Löv, L., Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Flora, N. F. 20, 1926, S. 328 ff.

Was deren Anordnung betrifft, so sind die Angaben, die Hooker[1]) darüber machte, sehr unbestimmt. Er spricht von einer „linea florifera", der entlang die Blüten entspringen, so zwar, daß die männlichen Organe „occupy the central portion of the line of flowers, the pistils being arranged along the outside of the line". Nach Engler[2]) ist die Stellung der Blüten eine quirlige, derart, daß „ganz deutlich dreigliedrige und zweigliedrige Halbquirle miteinander abwechseln", entsprechend dem Schema:

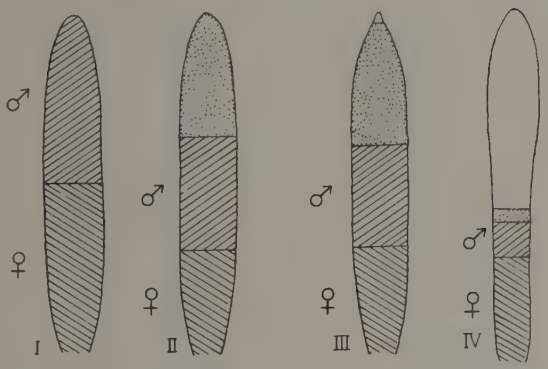


Fig. 2. Schemata zur Veranschaulichung der Blütenverteilung am Kolben verschiedener Araceen. *I* Dieffenbachia picta, *II* Alocasia odora, *III* Alocasia Lowii, *IV* Arum maculatum. Die einfache Schraffierung deutet an, daß der Kolben bzw. der betreffende Kolbenabschnitt mit weiblichen (♀) bzw. männlichen (♂) Blüten besetzt ist; sterile männliche Blüten punktiert, nacktes Kolbenende frei gelassen.

Nur ganz am Grunde sollen die dreigliedrigen Halbquirle durch zweigliedrige ersetzt sein.

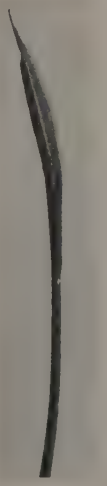


Fig. 3. Spathicarpa sagittifolia, Infloreszenzknospe. Die Spatha ist eingerollt. Nat. Gr.

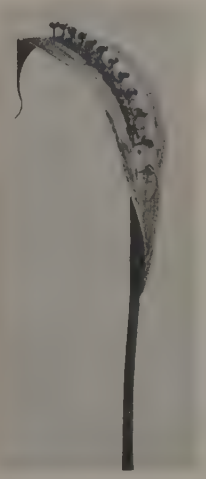


Fig. 4. Spathicarpa sagittifolia, entfaltete Infloreszenz. Nat. Gr.

1) a. a. O. S. 146 f.

2) Das Pflanzenreich. 73. Heft (IV, 23, F), Leipzig 1920, S. 8.

Zu diesen Angaben sei bemerkt, daß wir eine solche Anordnung der Blüten nie beobachten konnten, trotzdem uns reichliches Material zur Verfügung stand. Wenigstens zeigte sie sich nicht auf jungen Stadien, wohingegen an aufgeblühten Infloreszenzen manchmal, offenbar durch nachträgliche Verschiebungen beim Längenwachstum der Achse, annähernd dreigliedrige Wirtel sich fanden. Jedoch steht Englers Beschreibung mit seinen eigenen früher gemachten Angaben in Widerspruch. So heißt es in der Araceenmonographie von 1879[1]) vom Spadix der Spathicarpa: „seriebus duabus extimis femineis, mediis duabus masculis". Inwieweit diese Diagnosen auf ältere Beschreibungen zurückgehen, entzieht sich unserer Kenntnis. Jedenfalls ist schon bei Schott[2]) klar ausgesprochen, daß die Blüten „in seriebus 4 distinctis, approximatis" stehen, und zwar die weiblichen in den äußeren, die männlichen in den beiden inneren Reihen.

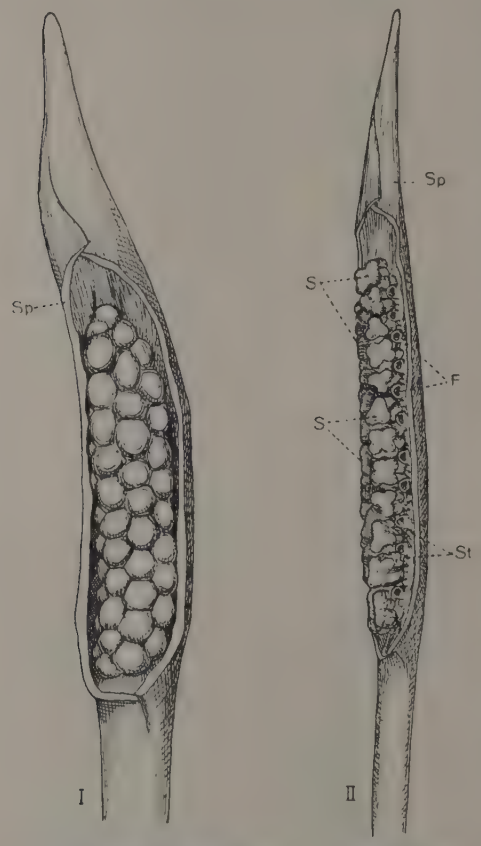


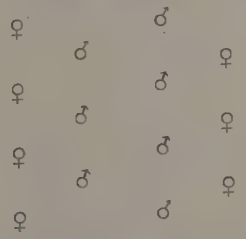
Fig. 5. Spathicarpa sagittifolia. *I* Junges Stadium der Infloreszenzentwicklung. Der Kolben erscheint noch deutlich als halbzylindrische Hervorragung und ist mit vier Längsreihen von Blütenanlagen besetzt. *II* Älteres Stadium, auf dem sich die Blüten schon deutlich differenziert haben. Die in gerollter Knospenlage befindliche Spatha (*Sp*) ist in beiden Fällen vorne weggepräpariert. *S* Synandrien (männliche Blüten), *St* Staminodien, *F* Fruchtknoten (mit den Staminodien zusammen die weiblichen Blüten darstellend). Vergr.

Die Richtigkeit dieser Angaben Schotts bestätigt nun einwandfrei die Untersuchung jüngerer Stadien der Infloreszenzentwicklung. In

1) De Candolle, Monographiae Phanerogamarum, Vol. II, Paris 1879, S. 531. Ebenso in der Bearbeitung der Aracee in Martius, Flora brasiliensis, Vol. III, Pars II. München 1878—1882, S. 210.

2) Über Spathicarpa Hooker. Bonplandia VI, Jahrg. 1858, S. 124.

Fig. 5 sind zwei derselben dargestellt. Die Spatha, die ja in der Knospenlage eingerollt ist, wurde in beiden Fällen, soweit sie die Infloreszenzanlage verdeckt, wegpräpariert und dadurch der mit jungen Blüten dicht besetzte Kolben freigelegt. Auf dem jüngeren Stadium (Fig. 5 *I*) haben sich die Anlagen, wenigstens äußerlich, erst wenig differenziert, während sie sich auf dem älteren (Fig. 5 *II*) schon in sehr charakteristischer Weise unterscheiden. Ihre Anordnung in vier Zeilen geht besonders aus Fig. 5 *I* überaus deutlich hervor, und man sieht beim Vergleich dieses Stadiums mit Fig. 5 *II*, daß die beiden mittleren Reihen zu männlichen, die beiden äußeren aber zu weiblichen Blüten werden. Diese Anordnung ist auch an ausgewachsenen Stadien meist noch deutlich zu erkennen, z. B. in Fig. 19, in der ein Stück des blütentragenden Teiles der Spatha in vergrößertem Maßstab wiedergegeben ist. Wir bekämen also das folgende Schema für die Disposition der Blüten:

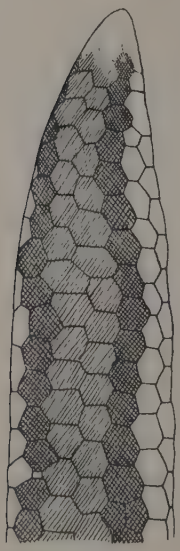


Ob es sich dabei um wirkliche Halbquirle handelt, ist schwer zu entscheiden. Das einzige scharfe Kriterium wäre die simultane Entstehung je zweier, zu einem Wirtel gehörender Anlagen. Diese entstehen aber jedenfalls so rasch hintereinander, daß es uns nicht gelang, eine zeitliche Verschiedenheit in ihrem Auftreten wahrzunehmen. Wie nah diese scheinbar quirlige Disposition der Blüten den Verhältnissen bei anderen Araceen mit zerstreuter Anordnung derselben steht, geht aus Fig. 6 hervor, in der das Ende eines Kolbens von Dieffenbachia picta dargestellt ist. Man kann an ihm leicht vier Reihen von Blüten hervorheben, die miteinander scheinbar alternieren, sich also zueinander ebenso verhalten wie die Blüten am Kolben von Spathicarpa, obwohl sie in ihrer Gesamtheit „spiralig" gestellt sind. Bei Spathicarpa kämen, infolge der Verwachsung von Spatha und Spadix, nur diese vier Reihen zur Entwicklung.

Hier entsteht nun die Frage: Läßt sich diese eigenartige Verteilung von männlichen und weiblichen Blüten zurückführen auf das gewöhnliche Verhalten der Araceen, nämlich daß die weiblichen Blüten der Basis, die männlichen den höheren Teilen des Kolbens angehören?

Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir auf die jüngsten Stadien der Infloreszenzentwicklung zurückgehen und zusehen, ob nicht etwa sie noch größere Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei anderen Araceen besitzen als die ausgewachsenen, welche in so extremer Weise abweichen.

In Fig. 7 *I—III* ist eine Infloreszenzanlage von Spathicarpa sagittifolia in verschiedener Ansicht dargestellt. Man erkennt deutlich den flachgewölbten Vegetationspunkt des Kolbens (*v*), der umgeben



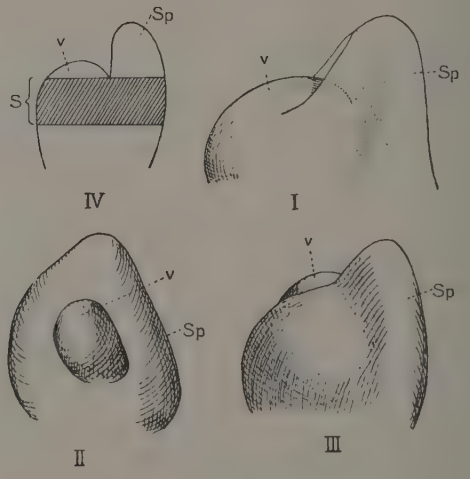


Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 6. Dieffenbachia picta. Kolbenende, an dem die männlichen Blüten dicht gedrängt stehen.

Fig. 7. Spathicarpa sagittifolia. Vegetationspunkt der Infloreszenz in verschiedener Ansicht. *I* von der Seite, *II* von vorne, *III* von schräg hinten, *IV* schematische Darstellung zur Erläuterung der „Verwachsung". *v* Vegetationspunkt, *Sp* Spatha, *S* Streckungszone (schraffiert). *I—III* Originale, *IV* verändert nach Goebel.

ist von der jungen Spatha (*Sp*). Diese greift mit ihrer scheidig ausgebildeten Basis um den Kolben herum und hüllt ihn zum größten Teile ein. Die jüngsten Stadien der Infloreszenzentwicklung stimmen also, wie schon Goebel[1]) hervorgehoben hat, vollständig überein mit denen anderer Araceen, bei welchen eine Verwachsung von Kolben und Spatha nicht stattgefunden hat. Diese kann man sich gut an Hand des von Goebel gegebenen Schemas (Fig. 7 *IV*) veranschaulichen.

1) a. a. O. S. 46 f.

Der Unterschied gegenüber dem Verhalten anderer Araceen besteht darin, daß das Längenwachstum von Spatha und Spadix nicht in deren freien Teilen erfolgt; es entwickelt sich vielmehr die Zone der Infloreszenz, welcher die Spatha eingefügt ist (in Fig. 7 *IV* schraffiert), d. h. Kolben und Spatha wachsen gemeinsam in die Länge und erscheinen deshalb später als miteinander „verwachsene" Organe. Jedoch ist das freie Kolbenende, noch auf ziemlich fortgeschrittenen Stadien deutlich nachzuweisen, wie Fig. 8 *III* zeigt. Die Spatha ist zu dieser Zeit schon stark heran-

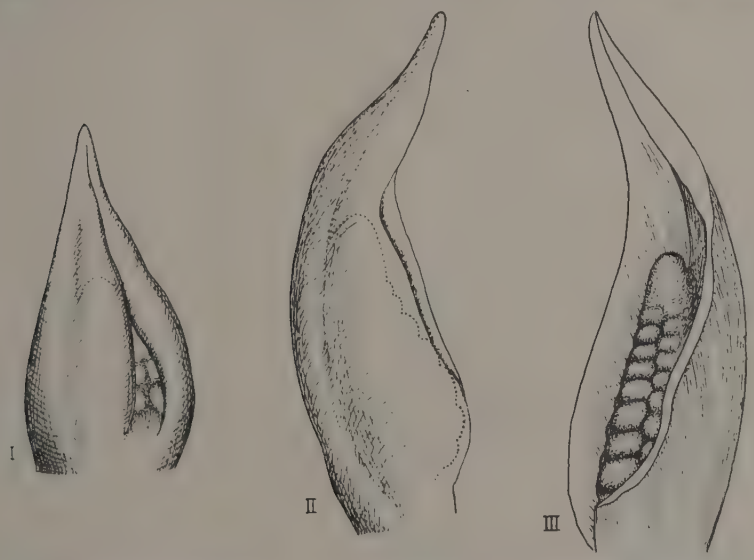


Fig. 8. Spathicarpa sagittifolia. Junge Stadien der Infloreszenzentwicklung. *I* und *II* Spatha unverletzt, so daß der Kolben nur durchschimmert. *III* Spatha vorne wegpräpariert, so daß der deutlich hervortretende Kolben sichtbar wird. Er hat in akropetaler Folge vier Reihen von Blütenanlagen gebildet (von denen in der Figur drei zu sehen sind), an seiner Spitze ist er frei. Stark vergr.

gewachsen, ihre Ränder greifen vorne übereinander (Fig. 8 *I* und *II*) und müssen zum Teil entfernt werden, wenn man den sonst nur durchschimmernden Kolben deutlich zu Gesicht bekommen will (Fig. 8 *III*). Auf Querschnitten durch diese jungen Infloreszenzen erhält man in der Höhe des Kolbenendes das in Fig. 9 *I* festgehaltene Bild, d. h. der Kolben ist hier frei und von rundlichem Umriß, während er im unteren „verwachsenen" Teil (Fig. 9 *II*) als halbzylindrische Hervorragung erscheint. Auf Querschnitten durch eine ausgewachsene Infloreszenz (Fig. 9 *III*) ist von ihm aber kaum mehr etwas zu erkennen, so daß der Anschein erweckt wird, als ob die Blüten aus der Oberseite der

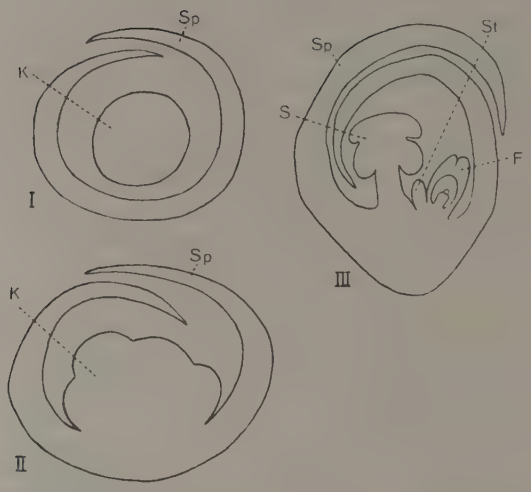


Fig. 9. Spathicarpa sagittifolia. *I*, *II* Querschnitte durch die junge Infloreszenz (Fig. 8), *I* in Höhe des Kolbenendes, *II* weiter unten, *III* Querschnitt durch eine fast blühreife Infloreszenzknospe. *K* Kolben, *Sp* Spatha, *S* Synandrium, *St* Staminodium, *F* Fruchtknoten. *I*, *II* Originale, *III* nach Goebel.

Spatha unmittelbar entspringen. Es ist also nicht richtig, wenn in einer nur die ausgewachsenen Formen berücksichtigenden systematischen Diagnose der Kolben als „hemicylindricus" bezeichnet wird [1]), obgleich dies für die jungen Stadien zutrifft.

Zu einem Verständnis für die eigenartige Blütenverteilung kommt man aber erst durch den Vergleich mit anderen Araceen, bei denen die Verwachsung von Spatha und Kolben sich nur auf einen Teil des letzteren erstreckt. Besonders geeignet in dieser Hinsicht sind verschiedene Philodendroideen aus den Tribus der Aglaonemateen und Dieffenbachieen, aus denen Aglaonema marantifolium Blume als Beispiel ausgewählt sei.

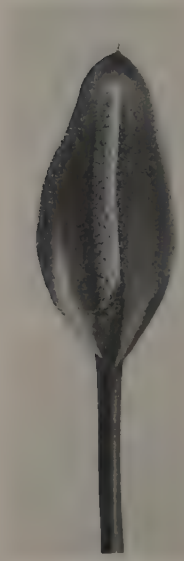


Fig. 10.

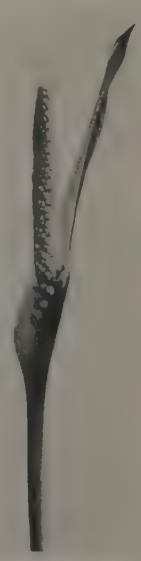


Fig. 11.

Fig. 10. Aglaonema marantifolium, aufgeblühte Infloreszenz. Etwas verkleinert.

Fig. 11. Aglaonema marantifolium, aufgeblühte Infloreszenz von der Seite. Die Spatha ist zur Hälfte weggeschnitten, um die Verwachsung des weiblichen Infloreszenzabschnittes mit ihr zu zeigen. Etwas verkleinert.

1) Vgl. Engler in „Das Pflanzenreich". 73. Heft (IV. 23. F.), S. 53.

In Fig. 10 *I* ist eine aufgeblühte Infloreszenz dieser Pflanze dargestellt. Die Spatha hat sich entfaltet und zum größten Teil flach ausgebreitet, der Kolben zeigt die charakteristische Gliederung in einen weiblichen und einen männlichen Abschnitt. Ersterer ist verhältnismäßig sehr armblütig, die Zahl der weiblichen Blüten, die allein aus einem monomeren, eine einzige zentrale Samenanlage bergenden Fruchtknoten bestehen, schwankt zwischen 10 und 20. Die männlichen Blüten dagegen, deren jede von zwei gedrungenen Staubblättern repräsentiert wird, sind sehr zahlreich vorhanden und nehmen den langen freien Kolbenabschnitt ein. In der weiblichen Region dagegen ist, wie Fig. 11 (in welcher die dem Beschauer zugekehrte Hälfte der Spatha entfernt ist) deutlich

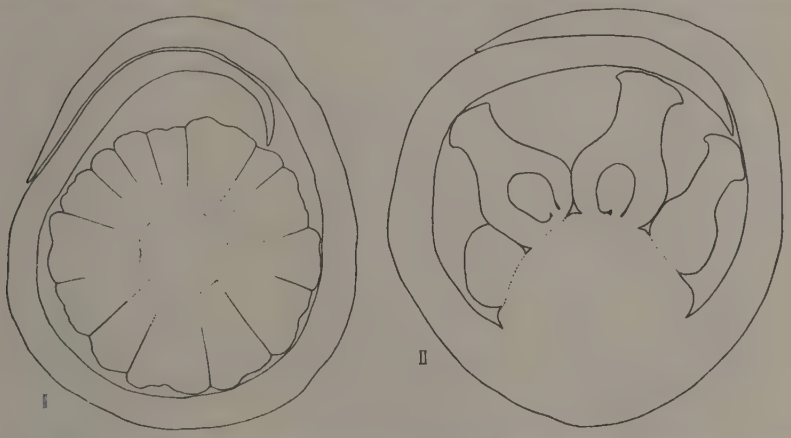


Fig. 12. Aglaonema marantifolium, Querschnitte durch die Infloreszenz, *I* im männlichen, *II* im weiblichen Abschnitt, in dem der Kolben mit der Spatha verwachsen ist. Vergr.

zeigt, der Kolben mit der Spatha fast vollständig verwachsen, so daß auf seiner Rückseite nur mehr eine einzige weibliche Blüte Platz hat. Ein Querschnitt durch diese Region gewährt demnach das in Fig. 12 *II* wiedergegebene Bild, dessen Ähnlichkeit mit dem in Fig. 9 *II* dargestellten Querschnitt durch die junge Spathicarpainfloreszenz ohne weiteres in die Augen springt; während das Querschnittsbild durch den männlichen Abschnitt (Fig. 12 *I*) einen freien Kolben zeigt, wie er bei Spathicarpa an der Spitze junger Stadien noch angetroffen wird (Fig. 9 *I*).

Zum Vergleich mit Spathicarpa eignen sich aber besonders junge Entwicklungszustände, wie sie aus Fig. 13 zu ersehen sind. Fig. 13 *I* zeigt die junge Infloreszenz umgeben von der Spatha, die in Fig. 13 *II* und *III* vorne wegpräpariert ist. Auf diese Weise kommt der junge

Spadix zum Vorschein, der auf der Vorder- und Rückseite etwas abgeflacht ist und an seiner Basis bereits eine Reihe von Anlagen weiblicher Blüten erkennen läßt. Betrachtet man ihn von der Seite (Fig. 13 *III*), so wird deutlich, daß sein freies Ende beträchtliche Länge aufweist gegenüber dem unteren, mit der Spatha verwachsenen Abschnitt.

Vergleichen wir dieses Stadium mit dem entsprechenden von Spathicarpa, so ergibt sich folgendes: Bei Aglaonema entwickelt sich frühzeitig der freie Endteil des Kolbens weiter, während die mit weib-

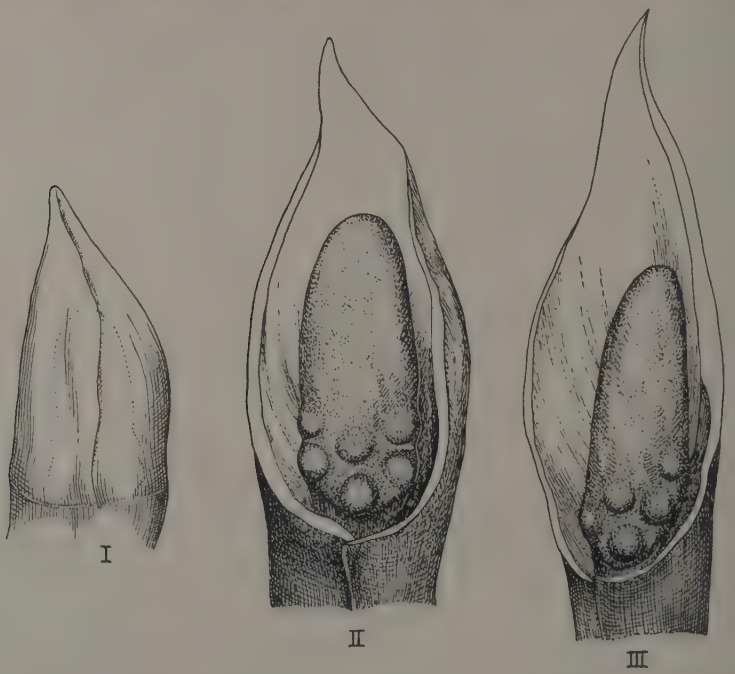


Fig. 13. Aglaonema marantifolium, junge Stadien der Infloreszenzentwicklung. *I* und *II* von vorne, *III* von der Seite. Bei *II* und *III* ist die Spatha zum Teil entfernt. Stark vergr.

lichen Blüten besetzte Basis nur unbedeutend in die Länge wächst. Diese bleiben deshalb im wesentlichen auf den Grund des Kolbens beschränkt, wenngleich sie denselben auf den Flanken und der Rückseite höher hinauf begleiten als auf der Vorderseite (Fig. 10 und 11). Schematisch kommt das in Fig. 14 *I* und *III* zum Ausdruck, der einerseits ein junges, andererseits ein älteres Stadium zugrunde gelegt ist.

Würde sich nun das Längenwachstum, anstatt in den nicht miteinander verwachsenen freien Endabschnitten von Spatha und Spadix,

in der beiden gemeinsamen Zone S abspielen, die oberen Teile aber keine Weiterbildung erfahren: so würden die Verhältnisse resultieren, welche wir bei Spathicarpa antreffen (Schema Fig. 14 *III*). Wie aus diesem Schema aber leicht zu ersehen ist, wird dabei die Zone der weiblichen Blüten hochgeschleppt, sozusagen in die Länge gezogen. Die weiblichen Blüten kommen so, wegen der geringen Entwicklung des Kolbens überhaupt, seitlich von den männlichen Blüten zu stehen. Man vergleiche dazu auch die Fig. 8 *III*, in der diese Anordnung der weiblichen Blütenanlagen sich schon eingestellt hat, die dann auf älteren Stadien der Infloreszenzentwicklung noch klarer zum Ausdruck kommt.

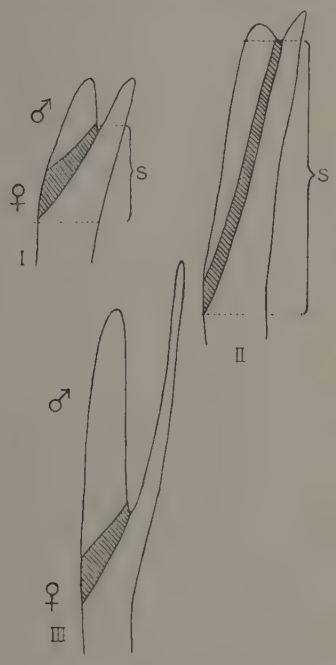


Fig. 14.

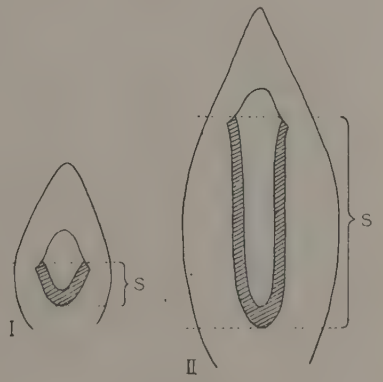
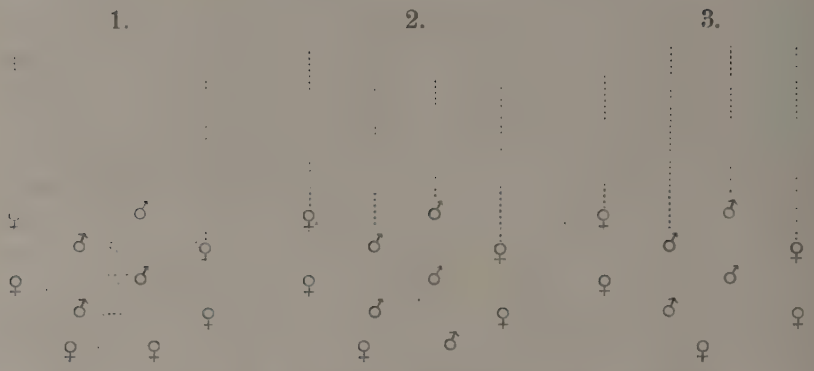


Fig. 15.

Fig. 14. Schemata zur Infloreszenzbildung von Spathicarpa (*II*) und Aglaonema (*III*). *I* Junges Stadium. Der weibliche Abschnitt ist schraffiert. *S* Streckungszone.
Fig. 15. Schemata zur Infloreszenzbildung von Spathicarpa, in Vorderansicht. Erläuterung wie in Fig. 14.

Was die Fig. 14 *I* und *II* in seitlicher Ansicht darzustellen versuchen, das zeigen Fig. 15 *I* und *II* in Vorderansicht: nämlich die Streckung der Zone S und damit des weiblichen Infloreszenzabschnittes. Wie man sieht, müßte man dabei erwarten, daß auch bei Spathicarpa die weiblichen Blüten noch unten um den Kolben herumgreifen. Es ist dies aber durchaus nicht in allen Fällen zu beobachten. Die Infloreszenz schließt unten entweder mit zwei weiblichen, einer weiblichen und männlichen oder nur mit einer weiblichen Blüte ab, wie aus den folgenden Schemata hervorgeht:

Ist nur eine Blüte am unteren Infloreszenzende ausgebildet, so erscheint sie gewöhnlich median verschoben. Überhaupt ist gerade am unteren und oberen Ende des Blütenstandes die ursprüngliche Anordnung der Blüten in zweizähligen Wirteln meist gestört, offenbar durch das starke Streckungswachstum, welches Verschiebungen der Blütenanlagen gegeneinander veranlaßt. Jedenfalls wäre im Schema 2 der eben gegebenen Anordnungsdiagramme die in Schema 1 und 3 unten um die männlichen Blüten herumgreifende weibliche Zone sozusagen durchbrochen. Es gibt zu diesem Verhalten aber alle Übergänge, vor allem in der ebenfalls zu den Spathicarpeen gehörigen Gattung Spathantheum.

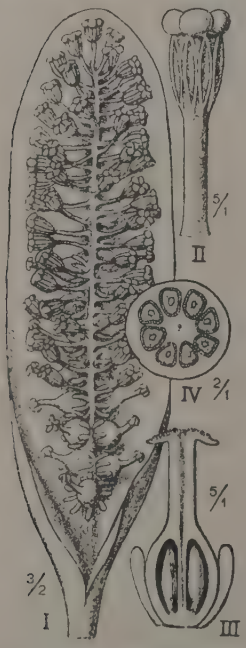


Fig. 16. Spathantheum Orbignyanum. *I* Infloreszenz. *II* Männliche Blüte (Synandrium). *III* Weibliche Blüte im Längsschnitt (mit Staminodien). *IV* Beere im Querschnitt. Nach Engler, Das Pflanzenreich.

Spathantheum Schott stimmt mit Spathicarpa darin überein, daß der Kolben vollständig mit der Spatha verwachsen ist. In der Anordnung der Blüten aber ergeben sich bedeutsame Unterschiede, die zunächst am Beispiel von Spathantheum Orbignyanum Schott erläutert sein sollen. Wie man aus Fig. 16 ersieht, ist die Infloreszenz sehr reichblütig und die Verteilung der Blüten eine ähnliche wie bei Aglaonema marantifolium, d. h. es sind die weiblichen Blüten auf die Basis des Kolbens beschränkt, während die männlichen ihn in seiner ganzen übrigen Erstreckung bekleiden. Aber die weib-

lichen Blüten greifen doch in zwei seitlichen Reihen bis zu zwei Dritteln der Kolbenlänge vor, wie es die Fig. 17 *I* schematisch darstellt. In der mittleren Region des Kolbens beobachtet man hier im wesentlichen dieselbe Anordnung der Blüten wie bei Spathicarpa, nämlich vier Reihen, von denen die beiden mittleren männliche, die beiden seitlichen dagegen weibliche Blüten sind.

Spathantheum heterandrum N. E. Br. nun, die andere der beiden einzigen Arten der Gattung, vermittelt direkt den Übergang zu Spathicarpa. Für sie wird angegeben[1]): „Flores masculi in spadicis superiore dimidio seriem mediam inter flores femineos constituens." Und ferner: „Spadicis spathae dimidium aequantis inflorescentia inferne ad medium usque feminea, supra medium serie interna florum masculorum atque duabus seriebus externis florum femineorum instructa." Wir bekommen also das schematische Bild Fig. 17 *II*, neben das in derselben Figur (*III*) das Schema für die Blütenverteilung bei Spathicarpa gestellt ist. So wird also auch durch den Vergleich mit verwandten Arten der entwicklungsgeschichtliche Befund bestätigt: daß der Infloreszenzbau von Spathicarpa eine durch das veränderte Wachstum des Kolbens bedingte Modifikation der Verhältnisse ist, die auch sonst bei den Araceen angetroffen werden.

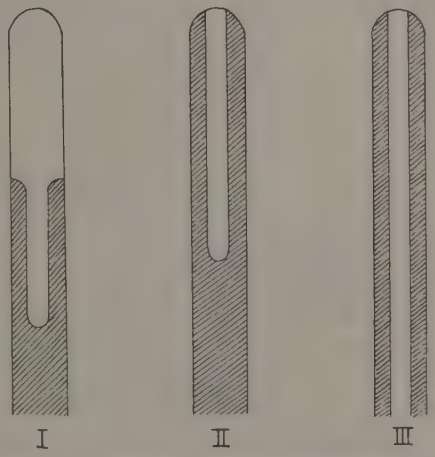


Fig. 17. Schemata zur Veranschaulichung der Blütenverteilung am Kolben *I* von Spathantheum Orbignyanum, *II* von Spathantheum heterandrum, *III* von Spathicarpa.

II. Morphologie und Biologie der Blüten.

In der Reduktion der Blüten beiderlei Geschlechts schließt sich Spathicarpa den meisten übrigen Araceen an, wenn sie auch noch nicht den höchstmöglichen Grad, wie bei anderen Vertretern der Familie, erreicht hat. Ein Perianth fehlt vollständig.

1) Engler, Das Pflanzenreich. 73. Heft (IV. 23. F.), S. 51.

Wir gehen aus von einem jungen Stadium der Blütenentwicklung, auf dem sich männliche und weibliche Blüten äußerlich noch nicht voneinander unterscheiden. Ein solches ist in Fig. 18 *I* dargestellt.

Man sieht den Vegetationspunkt der Blüte umgeben von den vier Anlagen der Staubblätter, die noch keine weitere Gliederung erkennen lassen. In den weiblichen Blüten werden diese zu Staminodien, während aus dem Vegetationspunkt der Fruchtknoten hervorgeht. In den männlichen Blüten dagegen wird der Vegetationspunkt aufgebraucht zur Bildung der eigenartigen Konnektivschilder und schon auf etwas älteren Stadien (Fig. 18 *II*) ist von ihm wenig mehr übrig geblieben.

Was zunächst die weiblichen Blüten anlangt, so ist ihr Fruchtknoten einfächerig und besteht nur aus einem einzigen Fruchtblatt, wie besonders deutlich jüngere Stadien (Fig. 5 *II*) zeigen. Er führt auch nur eine einzige atrope Samenanlage, die zentral steht und wohl aus dem Blütenvegetationspunkt entspringt (Fig. 9 *III*). Der Griffel ist nicht sehr ansehnlich entwickelt und schließt oben mit einer kleinen Narbe ab.

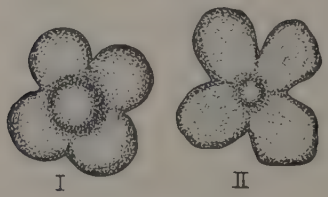


Fig. 18. Spathicarpa sagittifolia, Entwicklung der männlichen Blüten. *I* Jüngeres, *II* etwas älteres Stadium. Stark vergr.

Umgeben wird der Fruchtknoten von meist vier „peltate fleshy glands", die Hooker[1]) schon als „sterile stamens" erkannt hat (Fig. 19 *St*). Diese Staminodien sind, offenbar durch stärkeres Wachstum des Spadix, auf der Außenseite der weiblichen Blüten weit auseinandergerückt, wie sie sich überhaupt den Platzverhältnissen in der Infloreszenz ziemlich weitgehend anpassen, so daß ihre Zugehörigkeit zu den einzelnen Fruchtknoten später nicht immer deutlich hervortritt (namentlich an der Basis und Spitze des Kolbens). Bei Hooker heißt es deshalb von den männlichen und weiblichen Blüten: „cum staminibus sterilibus lentiformibus immixti".

Auf ihrer Oberfläche scheiden die Staminodien zur Blütezeit reichlich Nektar aus, der zuerst in zahlreichen kleinen Tröpfchen erscheint, die später zu einem einzigen großen Tropfen zusammenfließen (Fig. 19 *St*). Dieser Nektar ist stark zuckerhaltig; denn schon mit relativ geringen Proben bekommt man eine deutliche Fehlingsche Reaktion. An der Nektarproduktion beteiligen sich übrigens auch die fertilen Staubblätter, worauf weiter unten noch hinzuweisen sein wird.

1) a. a. O. S. 146 f.

Merkwürdig sind aber vor allem die männlichen Blüten ausgebildet. Durch eigenartige Wachstumsverhältnisse bekommen sie schließlich die schildförmige Gestalt, die an ein Equisetumsporophyll erinnert und aus Fig. 19 (*S*) zu ersehen ist. Hooker[1]) hat diese Gebilde noch als einzelne Stamina aufgefaßt und dementsprechend ihren Stiel als Filament, von dem er sagt, daß es sich oben schildförmig erweitert und unterhalb seines Randes die Antheren trägt. Schott[2]) dagegen hat bereits richtig erkannt, daß in ihnen die ganzen männlichen Blüten vorliegen, also ein Verwachsungsprodukt aus 3—4 Staubblättern, das er als „Synandrium" bezeichnet hat.

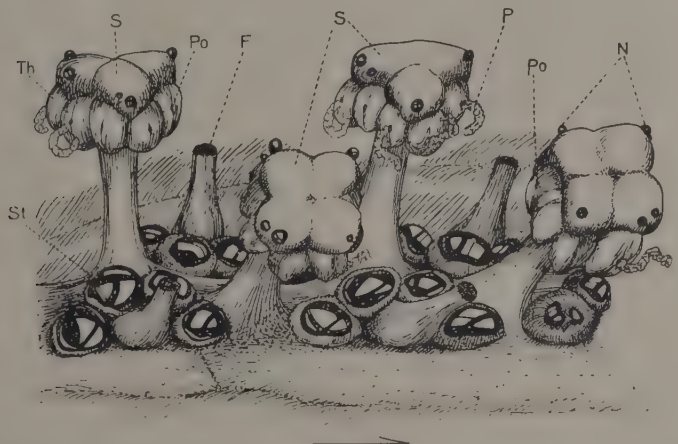


Fig. 19. Spathicarpa sagittifolia, Ausschnitt aus der aufgeblühten Infloreszenz. *S* Synandrien (männliche Blüten), *Th* Theka, *Po* Porus, *P* Pollenwürstchen, *N* Nektartropfen, *St* Staminodien mit Nektarausscheidung, *F* Fruchtknoten (der jeweils von vier Staminodien umgeben ist). Der Pfeil gibt die Richtung nach der Spitze der Infloreszenz an. Vergr.

Solche Synandrien erfreuen sich bei den Araceen der weitesten Verbreitung, vor allem in den Formenkreisen der Philodendroideen und Colocasioideen. Von den letzteren seien als Beispiele die schon genannten Alocasia- und Xanthosoma-Arten erwähnt. Auch bei diesen Pflanzen sind die Synandrien schildförmig und schließen, wenigstens im Knospenzustand, dicht zusammen (Fig. 1 und 27). Die gegenseitige polygonale Abplattung der Schilder dürfte von den Raumverhältnissen in der jungen Infloreszenz herrühren.

Im Längsschnitt gewährt ein Synandrium, z. B. von Xanthosoma robustum, das aus Fig. 20 *I* ersichtliche Bild, d. h. es besteht aus

1) a. a. O. S. 146 f.
2) Genera Aroidearum, S. 67.

einem massigen Körper, der oben in den Schild übergeht und dem seitlich die Antheren in ihrer ganzen Längserstreckung „angewachsen" sind. Bei Spathicarpa sind diese bedeutend kürzer, das Synandrium erscheint deshalb gestielt. Auch hier ist es, wie so oft, lediglich eine geringfügige Verlagerung der Streckungszone, welche später so auffallende Unterschiede hervorruft.

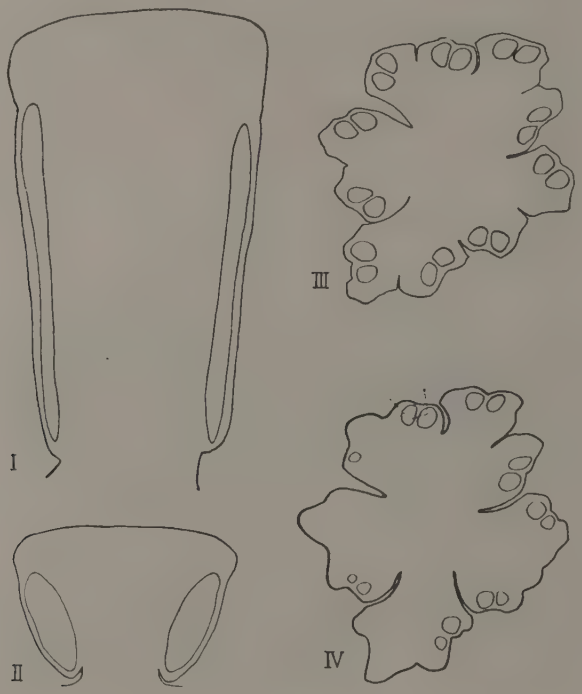


Fig. 20. Xanthosoma robustum. *I* Längsschnitt durch ein Synandrium, *II* Längsschnitt durch ein Synandrium von der Spitze des Kolbens, *III* Querschnitt durch die Mitte eines Synandriums (mit fünf Antheren), *IV* Querschnitt durch ein Synandrium unmittelbar unter dem Schild. Pollenfächer (Lokulamente) nur teilweise getroffen. Vergr. 14 fach.

Zur Erläuterung diene das Schema Fig. 21. Es stellt junge Synandrien im Längsschnitt dar, von der Art, wie wir sie oben für Spathicarpa abgebildet haben (Fig. 18). Es ist neben den Staubblattanlagen noch ein Rest des Blütenvegetationspunktes zu sehen und angenommen, daß das sporogene Gewebe später die angedeutete Lage aufweist. Fällt nun die Streckungszone mit der Basis des jungen Synandriums zusammen, so wird sich die Form ergeben,

welche für Spathicarpa charakteristisch ist (Fig. 21 *I* und *II*). Wenn dagegen die Streckung in der Region der Antheren stattfindet, so werden diese selbst sich stark verlängern und am fertigen Synandrium mit dessen Körper verwachsen erscheinen (Fig. 21 *III* und *IV*). So z. B. bei Xanthosoma. Es liegen also in den Synandrien nicht Verwachsungsprodukte im wörtlichen Sinne vor; sie kommen vielmehr zustande durch eigenartige Modifikation des Wachstums der männlichen Blütenanlagen.

Die Zahl der Staubblätter oder Antheren, die in dem Synandrium enthalten sind, kann man bei Spathicarpa gewöhnlich schon deutlich aus der Modellierung des Schildes erkennen. Meist ist er drei- oder viereckig und in drei- bzw. vier Felder geteilt, deren jedes dann einem Staubblatt oder einer Anthere entspricht (Fig. 19 *S*). Auf einem Querschnitt durch die Antherenregion (Fig. 22) dagegen ist die Zusammengehörigkeit der einzelnen, gleichmäßig über die Peripherie verteilten Theken nur schwer festzustellen, wenn man sich nicht an die im Konnektiv verlaufenden Leitbündel hält. Deutlicher heben sich die Antheren bei Xanthosoma aus dem Umriß des Synandriums ab (Fig. 20 *III*)[1].

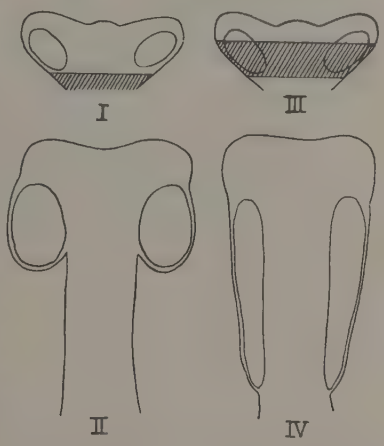


Fig. 21. Schematische Darstellung des Zustandekommens der Synandrienform von Spathicarpa (*I*, *II*) und Xanthosoma (*III*, *IV*). Streckungszone schraffiert.

Antherenbau und Öffnungsmechanismus. Schon Hooker[2]) hat beobachtet, daß die Antheren von Spathicarpa sich nicht durch Längsrisse, sondern mittels Poren öffnen. Wir haben es also mit sogenannten poriziden Antheren zu tun. Solche kommen sonst gewöhnlich nur bei Pflanzen mit hängenden Blüten[3]) bzw. mit Blasebalgantheren (z. B. Mela-

1) Nicht selten konnte ich beobachten, daß entlang der ganzen Infloreszenz oder auch in deren oberen Hälfte die Synandrien paarweise verschmolzen waren, und zwar entweder nur ihre Stiele oder auch ihre Schilder. Besonders war dies der Fall an kräftig entwickelten Infloreszenzen.

2) a. a. O. S. 147.

3) Vgl. darüber die demnächst in dieser Zeitschrift erscheinende Arbeit des Verfassers: Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L.

stomaceen)[1]) vor; bei ersteren fällt der Pollen meist durch seine eigene Schwere aus den Antheren heraus, bei letzteren wird er durch den Druck, den das sich auf die Blüte niederlassende Insekt auf die Antherenwand ausübt, herausbefördert. Beides kommt hier und bei anderen Araceen nicht in Frage. Der Pollen bliebe in den Lokulamenten liegen, wenn nicht höchst eigenartige Modifikationen im Bau des Endotheziums dennoch für seine Entleerung sorgten.

Fig. 22. Querschnitt durch das Synandrium von Spathicarpa sagittifolia in Antherenhöhe. Bei zwei von den sechs (drei Antheren angehörenden) Theken ist das Stomium (×) getroffen, sonst liegen die Schnitte entweder oberhalb oder unterhalb von diesem. Das Endothezium ist deutlich zu sehen. Der Inhalt der Pollenfächer besteht aus schwarz erscheinenden Pollenkörnern und dem Periplasmodium, das diese umgibt. Mikrophotographie.

Ein Querschnitt durch die Mitte einer Anthere von Spathicarpa (Fig. 23 *I*) zeigt zunächst keine Besonderheit, sondern den normalen Bau der Theken, wie wir ihn

1) Z. B. bei Monochaetum. Vgl. dazu Troll, W., Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Flora, N. F. 115, S. 213f.; ferner Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, 3. Bd., 1. Teil, S. 537f., wo die Funktion der Blasebalgantheren von Brachyotum und Rhexia beschrieben wird.

Die Bezeichnung „Blasebalgantheren" stammt von Delpino, der sie an Solanum glaucum Dun. 1873 erstmals entdeckte. „Le antére di questa pianta sono così commutate in soffietti pollinici di una rara perfezione. Invano si ricercano disposizione analoghe in altre specie di Solanum; si ritrovano invece in non poche Melastomacee, ma sono men bene eseguite" (Ulteriori osservazioni P. II, F. II, S. 140). Wie das Beispiel von Solanum glaucum zeigt, sind die Blasebalgantheren von Streukegelantheren nicht scharf zu trennen. Doch soll darauf hier nicht weiter eingegangen sein. Es zeigt sich nur überall, wie wenig diese Dinge eigentlich bekannt sind. Zum Vergleich sei auf die sich ähnlich verhaltenden Sporogone mancher Laubmoose, wie Diphyscium und Buxbaumia, hingewiesen; bei ihnen wirkt die Kapselwand ebenfalls als Blasebalg (Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 2. Bd., S. 888f.).

auch sonst gewöhnlich antreffen. Jede Theka besitzt zwei Lokulamente, die durch ein Septum voneinander getrennt sind. In den freien Wänden folgen sich in radialer Richtung vier Zellschichten: die papillöse Epidermis, die mächtige Faserschicht (Endothezium) und eine schmächtige dritte Lage von Schichtzellen. Die Tapete ist auf diesem Stadium bereits aufgelöst, ihr Inhalt umgibt die jungen Mikrosporen als Periplasmodium (Fig. 22, die Araceen gehören ja mit den übrigen Spathifloren, den Helobiae u. a. zu den wenigen Angiospermen mit Periplasmodialtapete), das

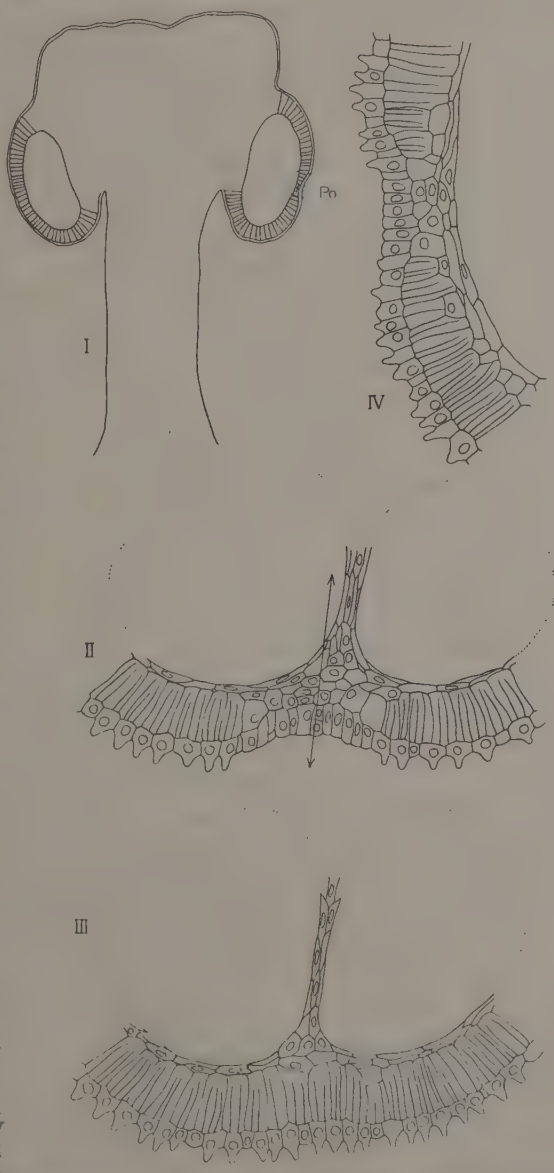


Fig. 23. Spathicarpa sagittifolia. *I* Längsschnitt durch das Synandrium. Endothezium schraffiert. Bei *Po* porenförmiges Stomium. Vergr. ca. 30fach. *II* Querschnitt durch das Stomium, stärker vergrößert. Der inverse Bau der Faserschicht ist deutlich zu erkennen. *III* Querschnitt durch eine Theka oberhalb des Stomiums. Von einem Stomiumgewebe ist nichts zu sehen. *IV* Der in *I* punktiert umrissene Teil der Antherenwand stärker vergrößert, um die Längserstreckung des Stomiums zu zeigen. Die Lage des Schnittes gibt der Pfeil in *II* an. *II*, *III*, *IV* Vergr. 150fach.

selbst noch kurz vor der Reife in deutlichen Resten nachweisbar ist. Auch das Stomium weicht in seinem Bau nicht irgendwie auffallend ab (Fig. 23 *II*).

Anders, wenn man einen Querschnitt ober- oder unterhalb der Antherenmitte ausführt (Fig. 23 *III*). Hier ist nämlich kein Stomium zu bemerken, das Endothezium ist nicht unterbrochen, sondern bildet eine einheitliche Lage rings um die ganze Theka herum. Ebenso kommt auf einem Längsschnitt (Fig. 23 *I* und *IV*) zum Ausdruck, daß das Stomium sich hier nicht über die ganze Länge der Theka erstreckt, sondern auf eine kleine Stelle in ihrer Mitte beschränkt ist, die schon bei Lupenvergrößerung als seichtes Grübchen (*Po* in Fig. 19) und bei der Öffnung der Anthere als Porus erscheint.

Von besonderem Interesse ist aber der Bau des Endotheziums, weil auf ihm das Funktionieren des ganzen Öffnungsmechanismus beruht. Es ist nämlich, wie man aus den Schnitten der Fig. 23 *II—IV* ersieht, invers gebaut. Die Fasern sind am stärksten an der Außenseite und verjüngen sich nach innen, um schließlich ganz auszustreichen. Es ist klar, daß dieser inverse Bau auch die Öffnungsweise modifiziert: beim Austrocknen der Antherenwand wird sich diese nicht nach außen umschlagen, sondern konzentrisch zusammenschrumpfen und auf den Inhalt einen mit dem Fortgang der Schrumpfung sich steigernden Druck ausüben. Vorher ist aber schon, wie auch bei longizid sich öffnenden Antheren, das kleinzellige Stomiumgewebe aufgelöst worden, so daß nunmehr der Inhalt der Theka durch den sich bildenden Porus wie aus einer Tube herausgedrückt werden kann.

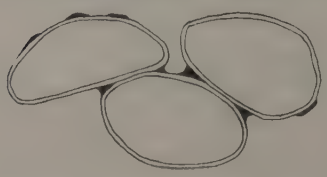


Fig. 24. Pollenkörner von Spathicarpa sagittifolia, mittels der klebrigen Restsubstanzen des Periplasmodiums aneinander haftend. Vergr. 370 fach.

Der Pollen verläßt, wie schon Schott[1]) beobachtet hat, die Anthere in wurstförmigen Massen („in farciminulis"), wozu man Fig. 19 (*P*) vergleichen möge. Es rührt das daher, daß die einzelnen Pollenkörner durch eine meist in kleinen Tröpfchen an ihnen haftende ölartige Substanz stark klebrig sind und so aneinander haften (Fig. 24). Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Restsubstanzen der Tapete, die, wie wir schon erwähnten, noch kurz vor der völligen Antherenreife nachweisbar ist. Eine ähnliche Ausnützung erfahren diese auch bei vielen anderen, namentlich insektenblütigen Pflanzen, für welche die

1) Prodromus stystematis Aroidearum, S. 342.

Vorteile, die die Klebrigkeit des Pollens mit sich bringt, leicht einzusehen sind[1]). Freilich gibt es auch hierbei Ausnahmen, die deshalb von besonderem Interesse sind, weil sie sich ebenfalls bei poriziden Antheren finden[1]). Ob der Klebrigkeit des Pollens, bzw. seiner Entleerung in Form der kleinen Würstchen bei Spathicarpa eine besondere biologische Bedeutung zukommt, ist schwer zu sagen, da man die Pflanze von ihrem natürlichen Standort her zu wenig kennt. Man kann aber vermuten, daß sie in zweifacher Weise von Vorteil ist: indem sie einmal seine Übertragung erleichtert und zweitens ein vorzeitiges Verderben verhindert wird.

Um zunächst auf den letzteren Punkt einzugehen, so ist daran zu erinnern, daß die Zwischenräume zwischen den Fruchtknoten und den männlichen Blüten eingenommen werden von den als Nektarien funktionierenden Staminodien, die auf ihrer ganzen breiten Oberseite zuckerhaltige Säfte sezernieren Wäre der Pollen nicht klebrig, so fiele er, wenigstens in kleineren Portionen, von den Antheren ab und zum größten Teil in die Nektarausscheidungen der Staminodien, worin er entweder zum Keimen veranlaßt würde oder auf andere Weise zugrunde ginge.

Andererseits wird durch seinen Verbleib an den Antheren seine Übertragung erleichtert. Über die Art und das Verhalten der bestäubenden Insekten ist ja nichts bekannt. Es ist aber anzunehmen, daß es kleine Fliegen sind, die den Nektar ausbeuten und dabei zwischen und auf den Blüten herumkriechen. Denn es wird Nektar auch am Rande der Synandrienschilder in ansehnlichen Tropfen ausgeschieden Fig. 19 *N*). Es kann also bei dem angenommenen Verhalten der Insekten der Pollen leicht von den Antheren abgestreift und auf die Narben übertragen werden, die etwa in gleicher Höhe wie die Antheren sich befinden.

Daß bei Spathicarpa gegenseitige Befruchtung der Blüten einer Infloreszenz vorkommt, wie Engler[2]) vermutet, konnte ich nie beobachten. Es dürfte schon deshalb nicht möglich sein, weil der Blütenstand proterogyn ist, d. h. sich die weiblichen Blüten schon vor den männlichen entfalten und die Narben zur Zeit der Reife der letzteren kaum mehr belegungsfähig sind.

Wie dem auch sei, hier interessierten uns vor allem die auffallenden Wechselbeziehungen, die zwischen der poriziden Öffnungsweise der Antheren und dem Bau ihres Endotheziums bestehen, ohne

1) Vgl. dazu Troll, W., Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L. (noch nicht veröffentlicht!).

2) In de Candolle, Monographiae Phanerogamarum, 2. Bd., 1879, S. 31.

welche eine Pollenentleerung schlechthin nicht möglich wäre. Ähnlich verhalten sich denn auch andere Araceen, von denen nur noch kurz auf das schon wiederholt herangezogene Xanthosoma robustum eingegangen sei.

Abgesehen von der Länge ihrer Pollensäcke unterscheiden sich die Antheren der Synandrien von Xanthosoma nur wenig von denen der Spathicarpa. Auch ihre Wandung, besonders die Faserschicht, ist ganz ähnlich gebaut. Der Öffnungsporus liegt aber hier nicht in der Mitte, sondern an der Spitze jeder Theka, was deshalb von Bedeutung

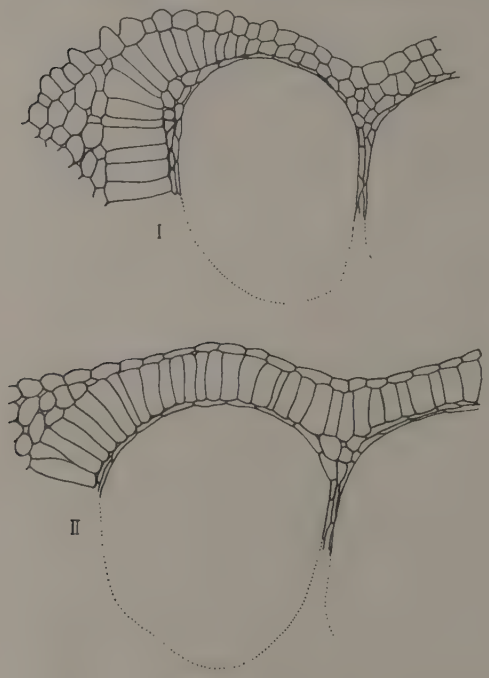


Fig. 25.

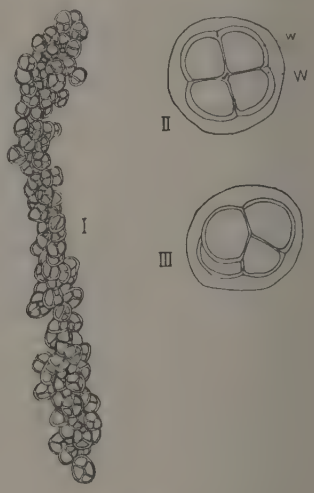


Fig. 26.

Fig. 25. Xanthosoma robustum, Antherenquerschnitte. *I* Querschnitt durch das an der Spitze gelegene Stomium (Ausschnitt aus Fig. 20 *IV*, wo die betreffende Stelle punktiert umrissen ist), *II* durch die Mitte der Anthere. Vergr. 150fach.

Fig. 26. Xanthosoma robustum. *I* Pollenwürstchen. Vergr. ca. 30fach. *II*, *III* Einzelne Pollentetraden. *W* Wand der Mutterzelle, *w* Wand der Spezialmutterzellen.

ist, weil die Synandrien dicht beisammen stehen und daher eine Entleerung des Pollens bei tieferer Lage der Öffnungsstelle mit Schwierigkeiten verbunden wäre.

Über die Struktur des Stomiums unterrichtet der Querschnitt Fig. 25 *I*, dem in Fig. 25 *II* ein ebensolcher durch die Mitte der Anthere an die Seite gestellt ist. Wie bei Spathicarpa zieht das Endothezium auch hier über das Septum weg und ist nur in der Region

des Stomiums durch kleinzelliges Parenchym ersetzt. Im übrigen ist es aber hier nicht nur in den freien Wandteilen, sondern auch an der Rückseite der Theken, wo sie dem Körper des Synandriums „angewachsen" sind, entwickelt. Das dürfte zur Folge haben, daß der Schrumpfungserfolg besonders groß ist, was bei Xanthosoma und verwandten Formen wegen der für porizide Öffnungsweise außergewöhnlichen Länge der Pollensäcke von Wichtigkeit sein dürfte.

Was den Pollen selbst betrifft, so ist er als Tetradenpollen ausgebildet, in dem die einzelnen Mikrosporen recht verschieden zueinander gelagert sein können; vielfach liegen sie in einer Ebene nebeneinander (Fig. 26 *II*), oder sie zeigen eine andere Orientierung (wovon in Fig. 26 *III* ein Beispiel dargestellt ist) und nähern sich dabei manchmal auch der tetraedrischen Anordnung. Jede Tetrade ist umschlossen von der Wand der Pollenmutterzelle, die offenbar klebrige Eigenschaften besitzt, da die Tetraden aneinander haften. Der Pollen wird hier ebenfalls in Form von Würstchen (Fig. 26 *I*) aus den Theken herausgedrückt, die zur Zeit der Antherenreife den fertilen männlichen Kolbenabschnitt dicht bedecken (Fig. 27).

Fig. 27. Xanthosoma robustum, männlicher Abschnitt der Infloreszenz. Er ist im unteren aufgeblühten Teile dicht bedeckt von den aus den Lokulamenten herausgepreßten Pollenwürstchen. Der vexillare Teil der Spatha ist entfernt. Etwa $^1/_2$ nat. Gr.

Anhang.

Die Stellung der Spathicarpeen im System der Araceen.

Die eindeutige Zuordnung der Spathicarpeen zu einer der Unterfamilien der Araceen bereitet Schwierigkeiten, was schon aus der verschiedenen Stellung, welche ihnen einerseits von Schott, andererseits von Engler gegeben wurde, hervorgeht.

Schott[1]) hat die von ihm sogenannten Spathicarpinae als Subtribus zur Tribus der Asterostigmeae gestellt, der die beiden anderen Subtribus der Dieffenbachininae und Asterostigmatinae vorausgehen. Danach gehörten die Spathicarpeen in den Verwandtschaftkreis von Formen wie

1) Prodromus systematis Aroidearum. Vindobonae 1860.

Dieffenbachia, worauf auch Hooker[1]) schon von ferne hingedeutet hat, wenn er auf die Ähnlichkeit des Infloreszenzbaues von Spathicarpa mit dem von „Caladium Seguinum“ (= Dieffenbachia Seguine) aufmerksam machte.

Engler[2]) dagegen reiht die Spathicarpeen bei den Aroideen ein, bringt sie also in eine Verwandtschaft, die mit den Dieffenbachieen nichts zu tun hat. Diese gehören, zusammen mit den ihnen nahestehenden Aglaonemateen, nach ihm in die Unterfamilie der Philodendroideen, die zu den Aroideen direkte Beziehungen nicht aufzuweisen hat.

Der Unterschied zwischen beiden Systemen beruht hauptsächlich darauf, daß Engler den anatomischen Verhältnissen, besonders dem Bau der Leitbündel und dem Vorhandensein oder Fehlen von Milchsaftgefäßen, großen Wert für die systematische Gruppierung der Familie beimißt, während Schott seine Einteilung fast ausschließlich auf den Bau der Blüten und Infloreszenzen basiert hat. Engler[3]) schreibt mit Beziehung auf die Ausbildung der Leitbündel, es zeige sich „in Gruppen, die aus noch verschiedenen anderen Gründen als natürliche zu gelten haben, eine solche Übereinstimmung im Bau der Fibrovasalstränge, daß man unbedingt diesen Merkmalen Beachtung schenken muß und sie mindestens mit demselben Rechte, wie die von den Blüten hergenommenen als Gruppencharaktere benutzen kann“. Und wenn Engler angibt, er mache sich anheischig, „bei der großen Mehrzahl der in unseren Gärten kultivierten Araceen nach einem Stückchen eines Blattstiels oder Infloreszenzstieles die Gruppe zu bestimmen, der die Gattung angehört, in sehr vielen Fällen auch mit Leichtigkeit diese selbst“, so kann an der Bedeutung dieser Merkmale wohl kaum mehr gezweifelt werden. Wenn nun auch Engler der Anatomie keineswegs allein die Entscheidung überläßt, so hat er sie den anderen Charakteren, namentlich den blütenmorphologischen Verhältnissen gegenüber, vielleicht doch zu sehr in den Vordergrund gestellt, und dies namentlich dort, wo es sich um kleinere kritische Formenkreise handelt. Ein solcher aber sind die Spathicarpeen.

Die diesem systematischen Anhang vorausgehende Darstellung hat gezeigt, daß ein morphologisches Verständnis der Spathicarpeen, besonders ihres Infloreszenzbaues, am besten auf Grund des Vergleiches

1) a. a. O. S. 148.

2) Zuletzt in „Das Pflanzenreich“. 73. Heft (IV. 23. F.). Vgl. aber besonders auch Monographiae Phanerogamarum, 2. Bd.

3) de Candolle, Monographiae Phanerogamarum. 2. Bd., S. 5f.

mit gewissen Philodendroideen möglich ist. Es taucht deshalb die Frage auf, ob nicht die ältere Zuordnung zu den Dieffenbachieen die natürlichere ist.

Diese Frage soll hier kurz geprüft werden. Wir wollen uns dabei von vornherein auf die Spathicarpeen im Sinne Schotts beschränken, also auf die Gattungen Spathantheum und Spathicarpa, die im ganzen acht Arten (Spathantheum 2, Spathicarpa 6) umfassen. Die übrigen, von Engler mit den beiden genannten zur Tribus der Asterostigmateen vereinigten Gattungen, werden hier aber gleichfalls als problematisch angesehen — problematisch hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu den Aroideen —, wenn auch mangels geeigneten Untersuchungsmateriales auf sie nicht eingegangen werden kann.

Untersuchen wir zunächst die Merkmale, in denen die Spathicarpeen mit den Aroideen übereinstimmen. Es sei dazu auch auf die tabellarische Darstellung auf Seite 315 verwiesen. Sie zeigt, daß es besonders die vegetativen Charaktere sind, vor allem das Verhalten der Sproßachse, die Anatomie des Blatt- bzw. Blütenstieles und die Nervatur der Blattspreite.

Was zunächst das Verhalten der Sproßachse anlangt, so wäre hervorzuheben, daß Spathantheum und Spathicarpa, wie die meisten Aroideen, unterirdische, knollig verdickte Rhizome besitzen, während das Sproßsystem der Philodendroideen zum großen Teil oberirdisch, mithin die Wuchsform eine stauden- oder strauchartige ist. Wie aber die Unterfamilie der Colocasioideen zeigt, können die Grenzen zwischen den beiderlei Wuchsformen auch innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises fließende sein.

Zum vergleichenden Studium der anatomischen Verhältnisse eignen sich nach Engler[1]) in besonderer Weise Blatt- und Infloreszenzstiele. Sehr charakteristisch sind für die Leitbündelstränge vieler Araceen die Milchröhren. Die Milchsaft führenden Zellen finden sich gewöhnlich zu beiden Seiten des Phloëms oder auch in der Mitte desselben in geraden Reihen, die später miteinander verschmelzend Röhren bilden. Darin verhält sich z. B. die Philodendroidee Aglaonema marantifolium außerordentlich ähnlich Arum maculatum, wie überhaupt diese geraden einfachen Milchröhren sowohl den Philodendroideen wie den Aroideen eigen sind, während bei den Colocasioideen die durch Fusion gebildeten Milchsaftschläuche seitliche Ausstülpungen treiben und miteinander anastomosieren. Bei Spathicarpa dagegen fehlen nach unseren Untersuchungen

1) In de Candolle, Monographiae Phanerogamarum. 2. Bd., S. 7.

Milchröhren, so daß sich in diesem Merkmal eine Beziehung zu den Aroideen oder Philodendroideen nicht kundgibt.

Dagegen stimmt die Anordnung der peripher gelegenen Gruppen kollenchymatischen Bastes im Infloreszenzstiel mit der bei den Aroideen beobachteten überein. Bei Arum z. B. entspricht jedem der äußersten Leitbündel ein Strang solchen kollenchymatischen, durch die Länge und Form seiner Zellen echtem Bast sich nähernden Gewebes. Die Baststränge liegen unmittelbar unter der Epidermis und zeichnen sich auf der Oberfläche des Sprosses als Rippen ab. Die Leitbündel schließen sich ihnen entweder direkt an oder sind von ihnen durch ein bis mehrere Lagen von parenchymatischen Rindenzellen getrennt. Bei Spathicarpa sind die Baststränge in radialer Richtung nur schwach entwickelt, dafür aber sehr breit und voneinander nur durch eine Lage von Zellen des Grundgewebes getrennt, so daß der Eindruck eines geschlossenen subepidermalen Mantels von Festigungsgewebe erweckt wird.

Was endlich die Blattnervatur anlangt, so läßt sich darüber ohne eingehende, namentlich entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die bislang noch völlig ausstehen, nichts aussagen. Wie Goebel[1]) gezeigt hat, ist mit den älteren starren Abgrenzungen der Nervaturtypen nicht auszukommen, da die Anlage des Adersystems aufs engste mit dem Wachstum der Blattfläche zusammenhängt und man aus der Nervenanordnung geradezu die Wachstumsverteilung bei der Blattentwicklung ablesen kann. Eine entwicklungsgeschichtliche Verfolgung der Nervaturformen, welche für die einzelnen Unterfamilien der Araceen als charakteristisch angegeben werden, würde also wohl ergeben, daß diese einander näher stehen als es bei bloßer Betrachtung der fertigen Zustände den Anschein hat und daß Unterschiede in der Nervatur noch nicht solche in der systematischen Stellung zu begründen brauchen. Immerhin gleicht das Blatt von Spathicarpa nicht nur in seiner „pfeilförmigen" Gestalt einem Blatte etwa von Arum, sondern schließt sich auch in der Anordnung seiner Nervatur den wohl ziemlich allgemein „netzadrigen" Aroideen an, während die Philodendroideen „nervi subparalleli" besitzen.

Wenden wir uns nunmehr den Blütenverhältnissen zu, so wäre zunächst der Infloreszenzbau zu berücksichtigen. Verwachsung von Spatha und Spadix ist eine bei den Aroideen nicht gerade weitverbreitete Er-

1) Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Jena 1922. Vgl. ferner Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3. Bd., S. 1359 und Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora 85, 1898, S. 439 ff., besonders S. 456 ff.!

scheinung; namentlich wird sie bei den typischen Vertretern der Unterfamilie mit Ausnahme der wenigen Arten von Pinellia und Ambrosinia nirgends beobachtet, wenn wir die kleinen Gattungen Callopsis, Scaphispatha, Zomicarpa, Zomicarpella und Ulearum, sowie sämtliche Asterostigmateen als problematisch aus dieser Untersuchung ausscheiden wollen. Daß der ganze Spadix mit der Spatha verwachsen ist wie bei den Arten der Spathicarpeen, kommt nirgends vor.

Gegen eine Zugehörigkeit der Spathicarpeen zu den Aroideen spricht ferner der Umstand, daß bei ihnen der Kolben bis an seine Spitze mit Blüten bedeckt ist und diese in ihrer Anordnung, wie die oben gegebene Ableitung zeigt, sich durchaus dem Verhalten der zum Vergleiche herangezogenen Philodendroideen anschließen. Aber auch die Blüten selbst weisen mit den Verhältnissen in jener Unterfamilie große Übereinstimmung auf.

Es seien in erster Linie die weiblichen Blüten betrachtet. Auffallend ist an ihnen zunächst das Auftreten wohl entwickelter Staminodien, die denen von Dieffenbachia picta sehr ähnlich, d. h. keulenförmig und oben abgeplattet sind. Bei Spathantheum sind deren 5—8 vorhanden, bei Spathicarpa gewöhnlich 4. In der gleichen Zahl (4—5) werden sie bei den Arten von Dieffenbachia angetroffen.

Das Gynaeceum selbst ist bei Spathantheum 6—8fächerig, besteht also aus mehreren Fruchtblättern. Bei Spathicarpa dagegen ist es 1fächerig. Merkwürdig daran ist der von oben in das Lumen vorspringende Zapfen, in den hinein sich der Griffelkanal fortsetzt. Nach Engler[1]) wäre er als ein Rest der Scheidewände anzusehen, welche wir bei dem aus mehreren Fruchtblättern gebildeten Gynaeceum von Spathantheum finden. Jedenfalls bedürfte diese Ansicht einer eingehenderen Begründung. So viel jedoch ist sicher, daß sich Spathicarpa wie in anderen Merkmalen so auch im Bau des Fruchtknotens Spathantheum direkt anschließt und aus ähnlichen Formen durch Reduktion herzuleiten ist. Bei Dieffenbachia beteiligen sich am Aufbau des Gynaeceums 2—3 Karpelle, bei Aglaonema meist nur eines, selten auch zwei. Es dürften also die Spathicarpeen den erwähnten Formen der Philodendroideen auch im Bau des Fruchtknotens näher stehen als den Aroideen, bei denen er in der Regel nur von einem einzigen Fruchtblatt gebildet wird.

Die Samenanlagen können bei den Philodendroideen anatrop, hemitrop oder atrop sein. Bei den eigentlichen Aroideen (wieder mit

1) In „Das Pflanzenreich". 73. Heft (IV. 23. F.), S. 11,

Ausschluß der oben schon als problematisch bezeichneten kleinen Gattungen) sind sie dagegen überall atrop. Atrop sind sie auch bei Spathicarpa, während sie für Spathantheum als hemitrop angegeben werden. Von Bedeutung ist hier die Bemerkung Englers, daß in diesem Verwandtschaftskreise die Anatropie der Samenanlage das ursprünglichere Verhalten zu sein scheine. Darin aber würden sich Spathantheum und Spathicarpa wieder den Dieffenbachieen nähern, bei denen die Samenanlage anatrop ist.

Für die männlichen Blüten der Spathicarpeen endlich ist bezeichnend die Synandrienbildung. „Verwachsung" der Staubblätter je einer männlichen Blüte zu einem einzigen Organ kommt nun zwar auch bei den typischen Aroideen, z. B. bei Arisaema, vor. Allein dort

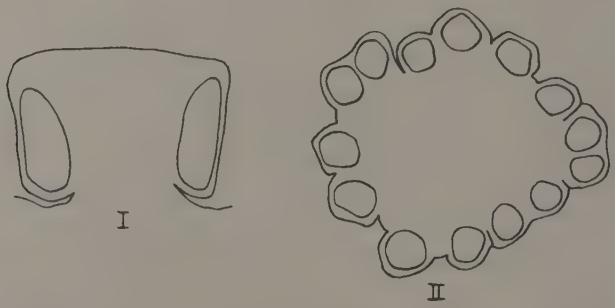


Fig. 28. Dieffenbachia picta. *I* Längsschnitt, *II* Querschnitt durch das Synandrium. Vergr. 17 fach.

sehen die Synandrien ganz anders aus. Vor allem fehlt die so eigenartige Ausbildung eines Schildes, wie wir sie bei den Synandrien der Colocasioideen und Dieffenbachieen beobachten. Die Synandrien von Dieffenbachia picta z. B. (Fig. 28) unterscheiden sich von denen des Xanthosoma robustum (Fig. 20) eigentlich allein dadurch, daß sich ihre basale Wachstumszone nur unbedeutend streckt; wo dies unterbleibt, wie an der Spitze des Xanthosomakolbens (Fig. 20 *II*), stimmen die beiderlei Synandrien vollkommen miteinander überein. Bei den Spathicarpeen fällt die Streckungszone unter die Antherenregion, was zur Folge hat, daß die Synandrien gestielt erscheinen und ihre Pollensäcke kurz bleiben; sonst stehen sie aber denen der Dieffenbachieen (und Colocasioideen) sehr nahe.

Es ergibt sich also für die Verteilung der Merkmale das aus folgender Tabelle zu ersehende Bild:

	Für die Zugehörigkeit zu den Aroideen sprechen:	Für die Zugehörigkeit zu den Philodendroideen sprechen:
Vegetative Merkmale	die Ausbildung der Sproßachse	
	die Lage der kollenchymatischen Bastbündel im Infloreszenzstiel	
	die netzförmige Nervatur der Blätter	
Infloreszenz- und Blütenbildung		die Infloreszenzbildung
		der Bau der weiblichen Blüten
		die Ausbildung der Samenanlagen
		der Bau der männlichen Blüten (Synandrien)

Wie man aus dieser Zusammenstellung nochmals ersieht, vereinigt die Gruppe der Spathicarpeen Merkmale sowohl der Philodendroideen wie der Aroideen in sich. Eine eindeutige Zuordnung zu einer von beiden Unterfamilien ist nicht möglich. Vielleicht aber ist ihre Verwandtschaft mit den Philodendroideen, die auf Grund der blütenmorphologischen Charaktere angenommen werden kann, um einiges wahrscheinlicher, namentlich dann, wenn man neben dem quantitativen

Verhältnis der für die eine und die andere Unterfamilie sprechenden Merkmale den „morphologischen Takt“ entscheiden läßt, dem ja auch Engler eine ausschlaggebende Bedeutung einräumt.

Abschließend möchten wir die Ergebnisse dieses systematischen Anhanges so formulieren: In der Blüten- und Infloreszenzbildung schließen sich die Spathicarpeen den Dieffenbachieen unter den Philodendroideen an, während sie in der Entwicklung der vegetativen Merkmale eigene Wege gegangen sind, die sie den Aroideen annähern. Ihre Einreihung bei den Aroideen erscheint weniger gerechtfertigt als die Stellung, welche ihnen Schott gegeben hat.

Ascidienbildung des Karfiolkrautes.

Von Prof. **I. Györffy** (Szeged, Ungarn).

(Mit 9 Abbildungen im Text.)

Im Garten meiner Schwiegermutter in Béla (com. Zips), am Fuße der Hohen-Tátra, zeigte mir (3. Juli 1925) meine Schwägerin Frl. Edith Greisiger ein junges abnormes Exemplar von Karfiolkraut (Brassica oleracea var. botrytis), welches neben den anderen in seiner Entwicklung zurückgeblieben war. Sogleich war es wahrnehmbar, daß die Pflanze ein tutenförmiges Blatt hat.

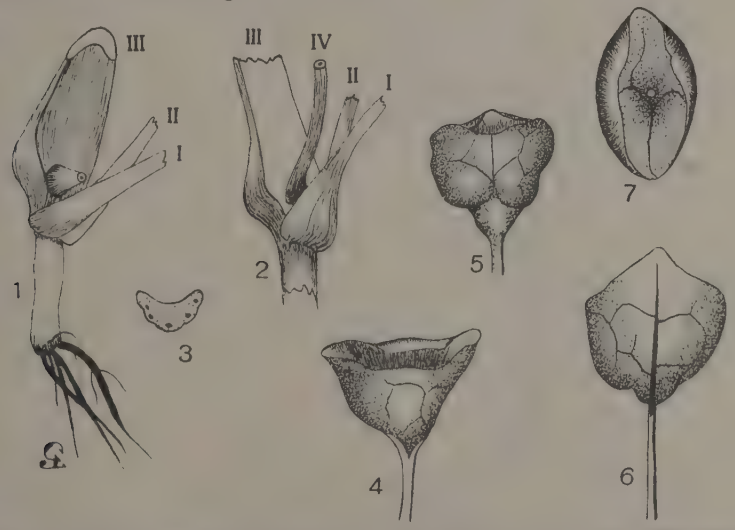


Fig: 1—7. (Alle Figuren in natürlicher Größe gezeichnet am 3. Juli 1925 von mir.)

Fig. 1. Junge Pflanze mit Wurzeln; bei allen nur der untere Teil der Petiolen gezeichnet. *I—II* Kotyledonblätter, *III* erstes Stengelblatt, an dessem Grunde der Insertionspunkt des tutenförmigen (nur der Grundteil gezeichnet) zylindrischen Blattstieles.

Fig. 2. Insertionsgegend des Stieles des tutenförmigen Blattes. *I* und *II* Kotyledonblätter, *III* erstes Stengelblatt, *IV* das zuletzt entwickelte umgewandelte Blatt (Ascidium). Nur der unterste Teil der Petiolen gezeichnet.

Fig. 3. Querschnitt des normalen Petiolus.

Fig. 4. Ascidium von der Seite gesehen.

Fig. 5. Ascidium von vorne gesehen.

Fig. 6. Ascidium von der Rückenseite gesehen.

Fig. 7. Ascidium von oben gesehen.

Die junge Pflanze hatte außer den zwei Kotyledonblättern (Fig. 2 *I—II*) nur noch 1 Stengelblatt (Fig. 1 *III*), welches auch abnorme, und zwar Doppellamina hatte (Fig. 1a). Das zweite, das zuletzt entfaltete Stengelblatt (Fig. 1 *IV*) ist stark umgewandelt worden.

Das zweite Stengelblatt ist tutenförmig, ein typisches Ascidium. Das tutenförmige Blatt hat einen 13 cm langen, ganz zylindrischen Petiolus (Fig. 1 *IV*); nur sein unterster Teil war abgeplattet (Fig. 1

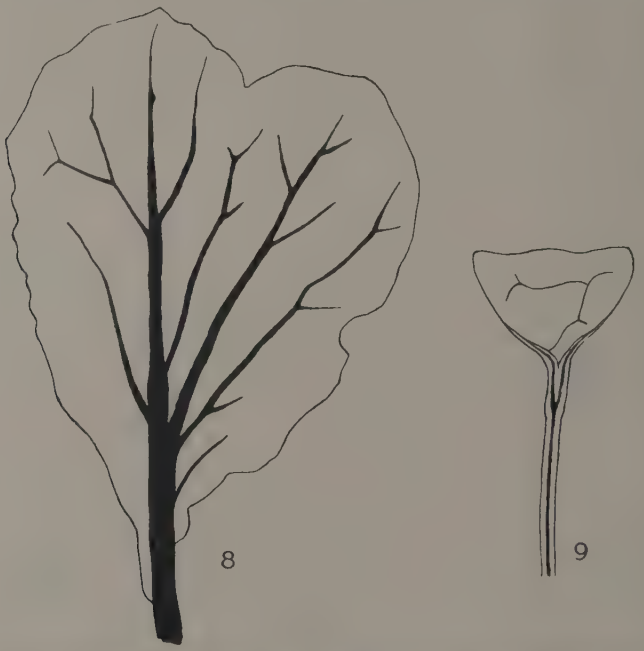


Fig. 8. Das erste Stengelblatt, auch abnormal, weil es ein Doppelblatt ist (natürl. Größe).

Fig. 9. Der Zentralstrang des Petiolus des tutenförmigen Blattes verzweigt sich unter dem Ascidium. Nach durchsichtigem Bild gezeichnet in natürl. Größe.

zeigt die Abplattung nicht, weil die Abplattungsebene senkrecht gegen den Zuschauer liegt). Der zylindrische Petiolus enthält nur ein einziges zentral liegendes Gefäßbündel (Fig. 2 *IV*); am oberen Teil verzweigt sich der Zentralstrang, wie unsere Fig. 2a zeigt.

Das Ascidium gebe ich in natürlicher Größe auf Fig. 4 von der Seite abgebildet. Der Rand ist an mehreren Stellen eingerollt (Fig. 4, 7). Das Ascidium war von den Seiten abgeplattet, von oben gesehen ist also seine Kontur oval (Fig. 7).

Das Ascidium zeigt von der Rückenseite, also vom Blatthauptnerv angesehen, unsere Fig. 6, während unsere Fig. 5 den vorderen Teil, also den zusammengewachsenen Marginalteil, zeigt.

Dieses letzte entwickelte Blatt (Fig. 2 *IV*) hat das weitere Entfalten der übrigen Blätter endgültig abgeschlossen.

Was endlich die Literatur betrifft, kann ich kurz erwähnen, daß dieselbe über die bisher gefundenen Ascidien teils von der Goebel-Festschrift[1]), teils von anderen[2]) zusammengefaßt worden ist.

Ascidienbildung wird übrigens auch durch Cecidien[3]) hervorgerufen; solche besprechen aber nur wenige Autoren. In neuerer Zeit gelang es Herrn Prof. Wilhelm Figdor, ascidienförmige Blätter künstlich, durch Verletzung, hervorzurufen[4]).

---

1) Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Karl von Goebel in München. Flora oder Allg. Botan. Zeitung, N. F. 18. und 19. Band (der ganzen Reihe 118. und 119. Band). Jena 1925, 111, 1. Anmerkung.

2) L. Broder, Über einige Ascidien und andere teratologische Formen bei den Gesneriaceen. Bull. intern. de l'Acad. Polonaise des sc. et d. lettres. Cl. des sc. math. et nat. Sér. B. sc. nat. 1925. Kraków, 117—122.

3) Die Liste der bisher beobachteten Fälle hat Otto Gertz zusammengestellt in seiner Abhandlung: „Cecidogen ascidiebildning hos Tilia europaea“ (mit 2 Fig.). Botaniska Notiser för ar 1927. Häfte 5—6, Lund 1927, 355.

4) Wilhelm Figdor, Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von Bryophyllum calycinum Salisb. Mit Taf. I. Flora oder Allg. Botan. Zeitung, N. F. 18. und 19. Band (der ganzen Reihe 118. und 119. Band). Jena 1925, 111—114.

Eingegangene Literatur.

J. Ch. Bose, Plant autographs and their revelations. With portrait and 120 illustrations in the text. Longman, Green and Co. Ltd., 1927.

Brockmann, Die Vegetation der Schweiz. Dritte Lieferung, mit vielen Figuren, Tabellen und Karten, 5 Tafeln und 1 farbigen Karte der Meereshöhe der Baumgrenze. (Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme 12.) Mk. 7.30 oder Fr. 9.—. Verlag H. Huber, Bern.

Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch Schweden und Norwegen 1925. Redigiert von Prof. Dr. E. Rübel. 1927. Mk. 14.60 oder Fr. 18.—. Verlag H. Huber, Bern.

H. Gams, Von den Follatères zur Dent des Moucles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Preis Fr. 48.—. Verlag H. Huber, Bern.

J. Keller, Pollenanalytische Untersuchungen an Schweizer Mooren und ihre florengeschichtliche Deutung. (Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts Rübel in Zürich, 5. Heft.) Mk. 7.30 oder Fr. 9.—. Verlag H. Huber, Bern.

Druck von Anton Kämpfe in Jena.

Über Antherenbau, Pollen und Pollination von Galanthus L.

Von **Wilhelm Troll** (München).

(Mit 12 Abbildungen im Text.)

Vorbemerkung. Die nachfolgenden Ausführungen sind ein Teil aus einer größeren Arbeit über die Pollination nickender Blüten, deren Materialien aber erst unvollständig vorliegen. Da ich durch die Vorbereitungen auf eine längere Tropenreise an der Ausarbeitung dieser Untersuchungen zunächst verhindert bin, so möchte ich wenigstens dieses Fragment der Öffentlichkeit vorlegen. Vielleicht daß es Anregung zu weiterer Verfolgung der darin angeschnittenen Probleme bringt. Der hier behandelte Einzelfall erlangt erhöhtes Interesse, wenn es gelingt, an ihm Gesichtspunkte von allgemeinerer Bedeutung zu gewinnen. Dies soll im folgenden durch Heranziehung auch noch anderer Beispiele nach Möglichkeit versucht werden.

Einleitung.

Die Blüte des Schneeglöckchens, Galanthus nivalis L., gehört bei uns zu den ersten Blumen des Frühjahrs und hat als solche von jeher die besondere Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Sprengel[1]) hat sie wohl als erster genauer beschrieben und besonders ihre Bestäubung durch die Honigbiene geschildert. Später haben sich vor allem Hermann Müller[2]), Knuth[3]) und Kirchner[4]) mit ihr befaßt. Allen diesen Schilderungen aber haftet der Mangel an, daß sie die Blüte nur nach beschreibenden, nicht nach eigentlich wissenschaftlichen Gesichtspunkten behandeln.

Was zunächst das Perianth anlangt, so sind seine beiden Kreise in auffallender Weise voneinander verschieden. Die inneren Perianthblätter weichen nicht nur in ihrer Form und Farbe von den äußeren beträchtlich ab, sondern sind auch bedeutend kürzer als diese. Genaueres über diesen Unterschied und den morphologischen Zusammenhang zwischen beiden Formen der Perianthblätter haben wir an anderer Stelle bereits beigebracht[5]).

1) Das entdeckte Geheimnis der Natur im Baue und der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

2) Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873, S. 71.

3) Handbuch der Blütenbiologie. 2. Bd., II. Teil, S. 474 f.

4) Blumen und Insekten. Leipzig und Berlin 1911, S. 314 f.

5) Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928, S. 205 f.

Die Gestalt der ganzen Blüte beruht vor allem auf dem verschiedenen Verhalten der Perianthblätter bei der Entfaltung. Während bei verwandten Formen, z. B. Leucojum, sämtliche Perianthblätter sich nur unvollständig entfalten, hat sich bei Galanthus darin ein Unterschied zwischen den Blättern des äußeren und inneren Perianthkreises herausgebildet. Die morphologische Differenzierung ist also begleitet von einer physiologischen. Und zwar behalten die inneren Perianthblätter im wesentlichen die Knospenlage bei, indem sie zu einer becherförmigen Röhre zusammenneigen. Die äußeren aber spreizen bei voller Entfaltung, die in der Natur nur im Sonnenschein erfolgt, etwa senkrecht von der Blütenachse ab. Übrigens haben sie die Fähigkeit den Entfaltungsmechanismus wiederholt in Bewegung zu setzen. Bei Nacht und schlechtem Wetter sind die Blüten geschlossen. Bringt man sie aber an einem regnerischen Tage ins warme Zimmer, so öffnen sie sich binnen kurzer Zeit sehr vollständig. Es handelt sich dabei also um eine ähnliche thermonastische Krümmungsbewegung, wie sie z. B. für Crocus und Tulipa allgemein bekannt ist.

Das Zentrum der Blüte nimmt der gerade stabförmige Griffel ein. Er endigt in einer sehr kleinen Narbe, die aus drei kaum hervortretenden, mit kurzen Papillen besetzten medianen Narbenlappen besteht. Der Griffelkanal ist sehr eng und in seiner ganzen Erstreckung mit Schleim erfüllt, in dem die Pollenschläuche nach unten wachsen [1]). Sonst entspricht der Bau des Griffels durchaus dem anderer Liliifloren [2]), d. h. die sterilen Plazenten sind in ihm wandständig und verschmelzen erst an seiner Basis, in der Übergangszone zum synkarpen Abschnitt des Gynaeceums, miteinander. Auch hier also stellt der Griffel die parakarpe Zone des Fruchtknotens dar, während die apokarpen Enden der Karpelle nur sehr dürftig entwickelt sind.

Hier soll uns aber vor allem das Androeceum interessieren. Es wird gebildet von sechs unter sich gleichen Staubblättern mit kurzen Filamenten und relativ großen Antheren, welche um den sie wenig überragenden Griffel herum einen sogenannten Streukegel bilden (Fig. 1).

Das Wesentliche an dieser Einrichtung besteht darin, daß die Insekten den Pollen nicht selbst von den Antheren abstreifen, sondern

1) Bei anderen Amaryllideen wird dieser Schleim so reichlich ausgeschieden, daß er an der Spitze des Griffels als „Befruchtungstropfen" aus der Öffnung des Griffelkanals austritt. Regelmäßig konnte ich dies bei Hymenocallis speciosa beobachten, in mehreren Fällen auch bei Narcissus Pseudo-Narcissus.

2) Vgl. Troll, W., Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. Planta 6, 1928, S. 255 ff.

damit bestreut werden. Die Honigbienen fliegen gewöhnlich auf einem der drei äußeren Perianthblätter an und wenden sich dann dem Blüteneingang zu, entweder um Pollen zu sammeln oder um den Nektar auszubeuten. In beiden Fällen verlassen sie die Blüte am Kopf dicht mit Pollen bepudert, den sie dann beim Besuch einer anderen Blüte an der Narbe abstreifen können. Die Antheren öffnen sich zwar ihrer ganzen Länge nach, aber nur an ihrer Spitze entstehen zwei größere Ausgänge, durch welche der Pollen herausfallen kann. Von einiger Bedeutung für die Entleerung der Antheren dürfte es sein, daß das Konnektiv in eine kurze Granne ausgezogen ist, die sich meist etwas zurückkrümmt (Fig. 1). Beim Besuch der Blüten kommt das Insekt mit diesen Fortsätzen in Berührung und bewirkt dadurch Erschütterungen der Anthere, welche das Herabrieseln des Pollens befördern.

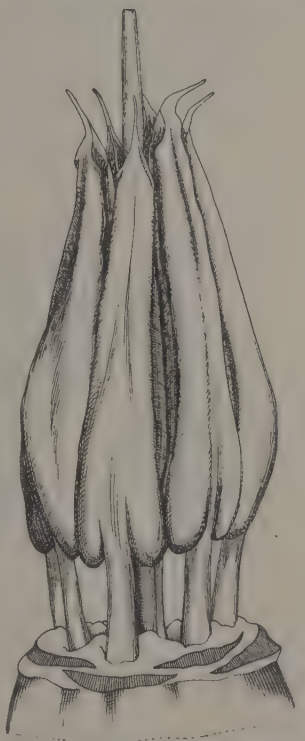


Fig. 1. Galanthus nivalis. Blüte, deren Perianth entfernt wurde. Die sechs langen Antheren neigen um den stabförmigen Griffel herum zu einem Streukegel zusammen. Vergr.

Der Besitz eines solchen Streukegels ist eine Eigenschaft vieler nickender Blüten. Es sei nur hingewiesen auf verschiedene Solanaceen (Solanum-Arten, z. B. S. Dulcamara), auf Cyclamen (außer den europäischen Arten, z. B. C. persicum) und auf verschiedene Borraginaceen[1]).

An den Staubblättern von Cyclamen persicum (Fig. 2) fällt zunächst die Gesamtgestalt in die Augen, vor allem das fast völlige Fehlen eines Filamentes. Andere Arten, z. B. C. neapolitanum, entwickeln dagegen kurze Filamente. Die großen Antheren sind an der Basis am breitesten und verschmälern sich nach der Spitze zu allmählich. Das gleiche gilt für die einzelnen Pollensäcke. Diese sitzen auf der Innenseite des stark hervortretenden, fleischigen Konnektives, dessen Beschaffenheit der ganzen Anthere eine gewisse Starrheit verleiht. Es sind das alles Eigentümlichkeiten, die im Zusammenhang mit der Bildung eines Streukegels stehen, zu dem die Antheren zusammenneigen. Die Theken öffnen sich longizid, aber ähnlich wie bei Galanthus entsteht nur an der Spitze der Theken ein größerer

1) Delpino hat die hierher gehörigen Formen unter seinem „tipo borragineo" zusammengefaßt und ihren Bestäubungsmechanismus als „Umklammerungseinrichtung" (apparecchio prensile) bezeichnet (Ulteriori osservazioni II, 2, S. 294 ff.).

Ausgang. Der auch hier stabförmige Griffel überragt den Antherenkegel um ein weniges.

Einen ähnlichen Hohlkegel wie hier bilden die Antheren von Cerinthe. Während aber bei Cyclamen und Galanthus der Pollen zum größten Teil in den Antheren verbleibt und erst von den Insekten daraus befreit wird, wird er hier von den sich vollständiger öffnenden Theken in die Spitze des Staubblattkegels hinein abgegeben, wo er infolge des dichten seitlichen Zusammenschlusses der Antheren liegen bleibt, bis der Rüssel eines Insekts Ausgänge schafft.

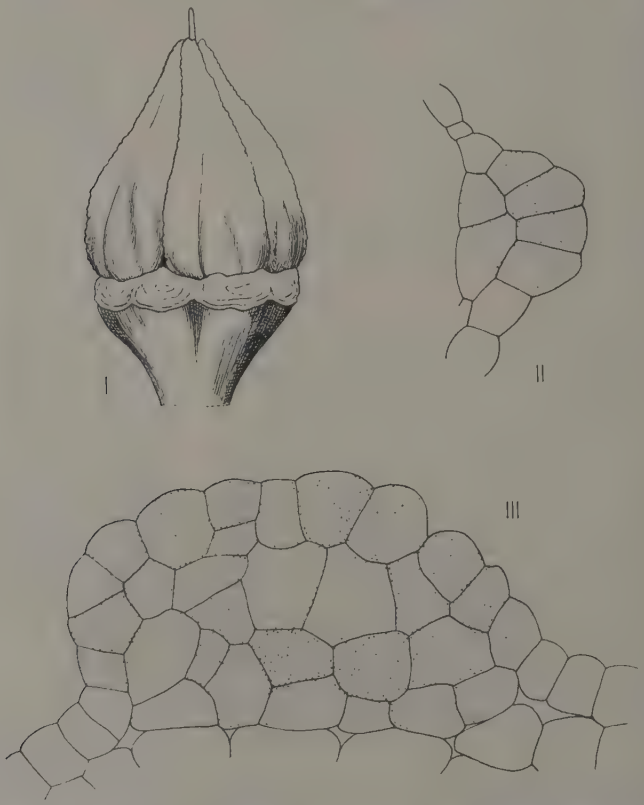


Fig. 2. Cyclamen persicum. *I* Blüte, deren Kelch und Krone entfernt wurden. Die massigen, fast vollkommen filamentlosen Antheren bilden um den Griffel herum einen Streukegel. Auf ihrer Außenseite sind sie von warzenförmigen Emergenzen (Drüsen?) stark rauh. Vergr. *II*, *III* Warzenförmige Emergenzen von der Außenseite des Konnektives. Die punktierten Zellen zeichnen sich durch ihren Inhaltsreichtum aus. 200 fach vergr

Besonders merkwürdig ist der Streukegel in den Blüten der Arten von Symphytum. Er ist in dem oberen, glockenförmig erweiterten Teil der Kronröhre geborgen. Bei Entfernung desselben gewährt er die in Fig. 3*I* dargestellte seitliche Ansicht, ist also sehr ähnlich dem Streukegel von Cyclamen. Aber er kommt

hier auf ganz andere Weise zustande. Was so aussieht wie die Antheren im Streukegel von Cyclamen, sind hier Teile der Blumenkrone, jene eigenartigen Hohl- oder Schlundschuppen, also Einstülpungen der Kronröhre, welche durch lokal verstärktes Wachstum an der Basis der Kronsaumzipfel entstehen. Sie sind, z. B. bei Symphytum tuberosum, an ihren Rändern besonders in der unteren Hälfte stark papillös und mit den Papillen ineinander verzahnt. Oben bleiben schmale Spalten zwischen ihnen frei. Ferner ist bemerkenswert ihre Starrheit, eine Eigenschaft, die sie wie ihre lanzettlich zugespitzte Gestalt mit den Antheren, z. B. von Cyclamen, gemein haben. Von den Staubblättern selbst ist in Fig. 3 *I* äußerlich nichts zu sehen. Sie sind ganz in dem Hohlkegel der Schlundschuppen geborgen. Zwar bilden auch sie um den Griffel herum einen Kegel; sie zeigen aber die oben für

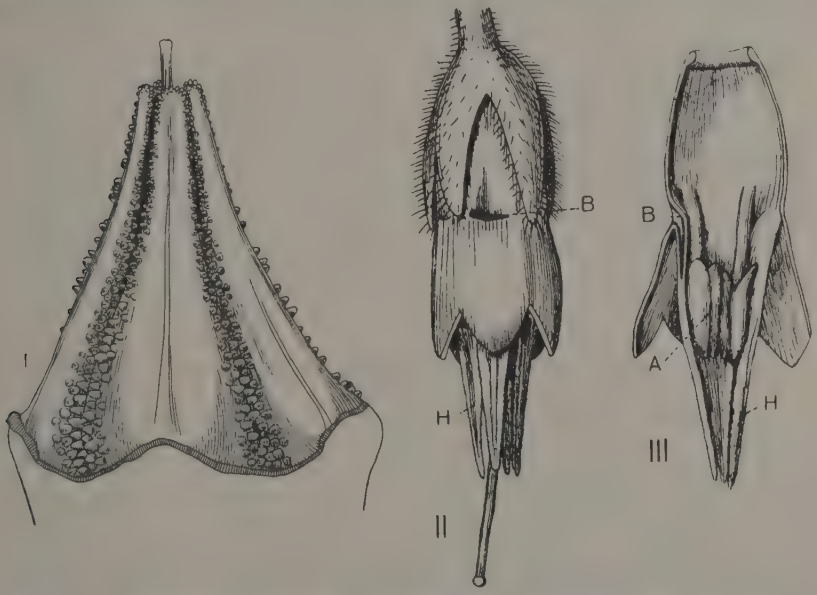


Fig. 3. *I* Symphytum tuberosum, Hohlkegel der Schlundschuppen, aus dem der Griffel hervorschaut. Der glockenförmig erweiterte Saum der Kronröhre ist entfernt. Die Schlundschuppen sind, besonders an ihrem Rande, von papillösen Hervorragungen der Epidermiszellen stark rauh. Vergr. *II* und *III* Symphytum bulbosum: *II* Blüte von außen, *III* Krone im Längsschnitt. *A* Antheren, *H* Schlundschuppen, *B* hohle Basis einer solchen. Vergr. 4 fach. *II* und *III* nach Kirchner.

Cyclamen angegebenen Eigenschaften von Streukegelantheren bei weitem nicht in so scharfer Ausprägung. Die Ähnlichkeit des Symphytumstreukegels mit dem von Cyclamen beruht also vor allem auf der Ausbildung der Schlundschuppen, die bei anderen Borragineen, z. B. bei Myosotis, im Rahmen der ganz anderen Gesamtgestalt der Blüte als Saftmale betrachtet werden können[1]) — eine gewiß interessante

1) Vgl. Troll, W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. S. 236 f.

Verschiedenheit in der „Ausnützung“ ein und desselben Organes. Inwieweit der Schlundschuppen von Symphytum eine entschiedene biologische Bedeutung zukommt, muß dahingestellt bleiben. Besonders mächtig entwickelt sind sie bei Symphytum bulbosum, wo der von ihnen gebildete Streukegel weit aus dem Kronsaum hervorragt (Fig. 3 *II* und *III*).

Die Lagebeziehungen, in welche die Antheren im Streukegel zueinander treten, können so innig sein, daß sie seitlich miteinander zusammenhängen. So ist es z. B. bei Solanum Dulcamara. Es dürfte sich dabei nicht um eine bloße Verzahnung der Epidermiszellen handeln, da eine solche nicht ausreichen würde, den immerhin beträchtlichen Zusammenhalt der Antheren zu bewerkstelligen. Natürlich können sich hier die Pollensäcke nur an der Spitze der Antheren öffnen, was in kleinen Poren geschieht. Sonst bleiben die Stomien geschlossen. Wir haben es also mit poriziden Antheren zu tun (vgl. S. 338!).

Hier kommen jedoch hauptsächlich die Verhältnisse bei Galanthus in Betracht, und zwar steht bei dieser Pflanze mit der Bildung eines Streukegels in Zusammenhang

1. die Gestalt der Staubblätter und besonders der Antheren,
2. der Bau der Antherenwand und der Öffnungsmechanismus,
3. die Beschaffenheit des Pollens.

Es sei zunächst auf die ersten beiden Punkte eingegangen, also auf

Gestalt, Bau und Öffnungsmechanismus der Anthere.

Besonders klar werden die Eigentümlichkeiten von Galanthus hervortreten, wenn wir von anderen Liliifloren ausgehen, z. B. von Hippeastrum und Fritillaria.

In Fig. 4 *I* ist der obere Teil des Staubblattes von Hippeastrum spec. dargestellt. Die Staubblätter besitzen hier ein langes Filament und, was besonders daran auffällt, sehr ansehnliche Antheren. Das Filament verjüngt sich nach oben zunehmend und ist mit der Anthere selbst nur durch ein fadendünnes Verbindungsstück in Konnex, was zur Folge hat, daß diese auf dem Filament sehr leicht drehbar ist.

Das Filament ist auf dem Rücken der Anthere inseriert, die Anthere also dorsifix. Es rührt dies, wie Goebel[1]) ausgeführt hat, daher, daß die Anthere sowohl nach oben wie nach unten über ihre Anheftungsstelle hinauswächst. Die dorsifixe Insertion ist demnach als abgeleitet zu betrachten; ursprünglich fällt die Längsachse des Filamentes mit der der Anthere zusammen.

Erstaunlich ist die Länge, welche die Antheren erreichen. Gewöhnlich maß ich 25—28 mm, aber auch solche mit 33 mm traf ich

1) Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., 3. Bd., S. 1602.

an. Diese außerordentliche Länge hängt natürlich zum Teil mit dem erwähnten „Auswachsen“ über die Anheftungsstelle hinaus zusammen und ermöglicht eine besonders reichliche Pollenproduktion. Dabei sind Anthere und Lokulamente überall ziemlich gleich breit, ein Querschnitt nahe ihrem unteren Ende hat dieselben Dimensionen wie nahe ihrer Spitze (Fig. 4 *III*).

Die in Fig. 4 dargestellte Anthere hatte vor ihrer Dehiszenz (*I*) eine Länge von 26 mm, nach der Öffnung (*II*) war sie nur noch 7 mm lang, hatte sich also um 75% ihrer ursprünglichen Länge verkürzt. Sie ist in diesem Zustand infolge der durch die starke Schrumpfung bewirkten Kompression ihrer Gewebe beinhart geworden. Vor allem aber haben sich ihre Wände umgeschlagen und ihre Innenseite nach außen gekehrt, so daß das „Staubgefäß“ sich in einen „Staubkolben“ verwandelt hat, der dicht bedeckt ist von dem aus den Lokulamenten frei gewordenen Pollen. Daß dieser an der Anthere verbleibt und nicht herabfällt, ist in seiner Klebrigkeit begründet, die eine Eigenschaft des Pollens der meisten insektenblütigen Pflanzen ist und bei seiner Übertragung durch die Insekten entschiedene Vorteile bietet. Denn es ist klar, daß ein klebriger Pollen am Insektenkörper besser haftet als ein trockener, obgleich auch dieser in dem Haarkleid der Tiere reichlich hängen bleibt. Man hat die biologische Bedeutung der Klebrigkeit des Pollens vielleicht auch zu einseitig darin gesehen, daß er sich so leichter den Insekten mitteilt. In vielen Fällen dürfte das lose Haften an der geöffneten Anthere noch wichtiger sein, gerade bei unserem Hippeastrum, wo die Antheren infolge der Länge der Filamente, wenigstens zum Teil, frei aus der Blüte hervorragen und

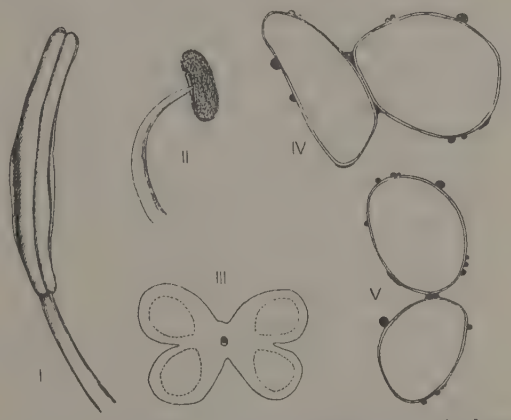


Fig. 4. Hippeastrum spec. (Amaryllidaceae). *I* Anthere vor der Öffnung und *II* nach vollendeter Schrumpfung. $1\frac{1}{2}$ fach vergr. *III* Querschnitt durch das untere Drittel derselben (identisch mit einem Querschnitt durch das obere Drittel). 12 fach vergr. *IV* und *V* Pollenkörner bei starker Vergrößerung (250 fach). Die in Form kleiner Tröpfchen auf ihrer Oberfläche abgelagerten klebrigen Substanzen, durch die sie auch untereinander zusammenhängen, schwarz gehalten.

der Pollen, falls er nicht klebrig wäre, von den Antheren herab und zur Erde fallen bzw. vom Winde verweht würde. Noch mehr wäre dies der Fall bei hängenden Blüten, wie sie etwa Lilium Martagon oder Fritillaria besitzen. Durch die Klebrigkeit ist also der Pollen vor vorzeitiger Verstäubung geschützt. Wir werden sehen, wie bei Pflanzen mit trockenem Pollen ganz entsprechende „Einrichtungen" sich finden, d. h. Einrichtungen, die einen Verderb des Pollens verhindern.

Untersucht man Pollen von Hippeastrum in Wasser, so beobachtet man auf seiner Oberfläche Tröpfchen einer gelben „öligen" Substanz, die sich nicht mit der Untersuchungsflüssigkeit mischt. Besonders deutlich wird sie in Methylgrün-Essigsäure, wo sich das sonst offenbar zum größten Teil über die ganze Oberfläche der Mikrospore verteilte „Öl" in Tropfen zusammenzieht (Fig. 4 *IV* und *V*). Wo zwei Pollenkörner aneinanderliegen, gewahrt man sehr regelmäßig zwischen ihnen diese Substanz, die sich von dem umgebenden Medium in konkavem Meniskus abgrenzt (Fig. 4 *IV* und *V*). Es besteht also wohl kein Zweifel, daß die Klebrigkeit des Pollens auf dem Vorhandensein dieses „Öles" beruht, das mitunter in sehr beträchtlicher Menge auftritt und wohl auch wachsartige Beschaffenheit zeigt, so daß es z. B. vom Objektträgerglas nur schwer zu entfernen ist[1]). Bei manchen Pflanzen mögen auch schleimige Stoffe an seine Stelle treten.

Über das Verhalten und die Herkunft des Klebstoffes hat bereits Meyen[2]) genauere Angaben gemacht und zugleich die Unhaltbarkeit älterer Ansichten aufgezeigt. Er schreibt:

„Sobald die Mutterzellen der Pollenkörner verschwinden, oft schon um die Zeit, wenn die einzelnen Pollenkörner noch in ihren Spezialmutterzellen eingeschlossen sind, zeigt sich im Innern des Antherenfaches eine ölige, meistens gelblich gefärbte Substanz, welche später in mehr oder weniger großen Massen auf der Oberfläche der Pollenkörner abgelagert wird. Pollenkörner mit glatter Oberfläche zeigen nur sehr wenig dieser Substanz, dagegen ist dieselbe in um so größerer Menge bei solchen Pollenkörnern zu finden, deren äußere Haut ein zellenartiges Ansehen zeigt, oder überhaupt mit Körnern, Wärzchen oder mit Stacheln bekleidet ist. Nimmt man Pollenkörner aus den reifen Antheren der Kürbispflanze, der Alcea rosea, der

1) Wenn Kunth (Lehrbuch der Botanik I, Berlin 1847, S. 353) meinte: „Bekanntlich wird es von den Bienen zum Bau ihrer Waben benutzt", so dürfte das auf einer noch ungenügenden Kenntnis des wahren Sachverhaltes beruhen. Die Bienen produzieren das Wachs, das sie zum Wabenbau verwenden, selbst an der Unterseite ihres Hinterleibes, wo es in Gestalt kleiner dünner Schüppchen in den Hautfalten zwischen den Hinterleibsringen erscheint.

2) Meyen, F. J. F., Neues System der Pflanzen-Physiologie, 3. Bd., Berlin 1839, S 174 ff. („Ueber das Auftreten der ölartigen Substanzen auf der Oberfläche der Pollenkörner").

Cobaea scandens usw., so wird man unter dem Mikroskope, wenn man die Pollenkörner mit Wasser bedeckt hat, die Ablösung jenes Öles allmählich verfolgen können; in Form kleiner, mehr oder weniger großer Öltröpfchen breitet sich diese Substanz nach allen Richtungen hin strahlenförmig aus, und besonders an stachelichten Pollenkörnern könnte man zu der sehr unrichtigen Ansicht verleitet werden, als würde jene Substanz von den Spitzen der Stacheln usw. ausgeschieden. Die ellipsoidischen Pollenkörner der Liliaceen usw. sind ebenfalls sehr reich mit jener öligen und stark gelb gefärbten Substanz bekleidet, bei ihnen sieht man aber nicht mehr diese regelmäßig strahlige Verbreitung derselben, wenn sie unter Wasser liegen, so daß man dieses von der kugelförmigen Gestalt jener Pollenkörner ganz mechanisch abzuleiten hat. Das Öl erhebt sich von der Oberfläche des unter Wasser gesenkten Pollenkornes und schwimmt auf dem Wasser; das eine Öltröpfchen schiebt das andere, welches sich schon früher abgelöst hatte, zur Seite; dabei wird diese Ablösung des Öles noch durch das Anschwellen der Pollenkörner infolge der Einsaugung des Wassers erleichtert. Außer diesem gefärbten Öle, welches sich schon unter Wasser abtrennt, ist die Oberfläche der Pollenkörner noch mit einer festeren Substanz bekleidet, welche wahrscheinlich mehr oder weniger reines Pflanzenwachs ist, und mit jenem Öle in der chemischen Zusammensetzung sehr übereinstimmen möchte. Diese wachsartige Substanz ist ebenfalls bei den Pollenkörnern mit unebener Oberfläche in größerer Menge zu finden als bei denen mit glatter, und durch ätherische Öle, sowie durch Äther kann man dieselbe schnell entfernen, worauf die Pollenkörner ziemlich ungefärbt zurückbleiben."

Auch Meyens Ansicht von der Bedeutung der ölartigen Überzüge auf den Pollenkörnern ist wert, der Vergessenheit entrissen und erneuter Prüfung empfohlen zu werden:

„Der Zweck dieser Umkleidungen der Pollenkörner möchte vielleicht der sein, daß dadurch die Wirkung der Endosmose beschränkt wird, daß nämlich die Pollenkörner, wenn sie auf der Narbe befindlich sind, nicht in zu großer Masse und mit zu großer Schnelligkeit die Feuchtigkeit einsaugen können, denn geschieht dieses, so pflegt die innere Haut des Pollenkornes zu platzen und die Bildung des Pollenschlauches findet alsdann nicht statt. Für die Pollenkörner im Innern der noch nicht vollkommen ausgebildeten Antheren ist eine solche, gegen die wässerige Feuchtigkeit schützende Hülle ganz besonders wichtig, denn sobald man dieselben herausnimmt und in Wasser legt, kommen sie meistenteils ebenfalls zum Platzen. Die Umkleidung mit einer ölig-wachsartigen Substanz schützt jedoch jene Körner im Innern der Anthere, und gerade um diejenige Zeit tritt diese Einhüllung auf, wenn die Pollenkörner die hinreichende Nahrung aufgenommen haben, sich nur noch durch Ausdehnung vergrößern und jenes Schutzes besonders bedürfen. Außerdem ist es unbezweifelbar, daß die Pollenkörner vieler Pflanzen vermittelst jenes Überzuges an der Oberfläche der Narbe befestigt werden, obgleich bei dem größten Teile der Pflanzen gerade die Narbe mit einer klebrigen Feuchtigkeit bekleidet ist, welche das Anhaften der Pollenkörner bewirkt."

Meyen war jedoch keineswegs der erste, welcher diesen Substanzen auf den Pollenkörnern seine Aufmerksamkeit zuwandte. Schon Koelreuter[1]) hatte sie beobachtet. Er sah darin die „männliche Samenmaterie", welche die Befruchtung

1) Koelreuter, J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1761, S. 1 ff.

bewirkt. Nach ihm sind die Pollenkörner „das wahre Werkzeug, in welchem der männliche Samen erzeuget, abgeschieden, und zur Aussonderung geschickt gemacht wird". Ihr plasmatischer Inhalt stellt die Samenmaterie in ihrem „unreifen Zustande" dar, in dem sie „körnicht, fest und halbdurchsichtig ist". Erst nach und nach erreicht sie „den gehörigen Grad der Reife", um „endlich in eine gleichförmige, flüssige und durchsichtige Materie" überzugehen und aus dem „zellenförmigen Gewebe", das Koelreuter im Pollenkorn zu erkennen glaubte, unter dem zunehmenden Druck der äußeren, von Fritzsche später als Exine bezeichneten Pollenhaut herauszutreten. Als Aussonderungsgänge sah er „bei den mit Stacheln besetzten Gattungen von Samenstaube die Stacheln selbst" an, „und bei einem, mit einer glatten Oberfläche begabten Samenstaube die mehr oder weniger erhabenen Wärzchen". „Bei jenen, den Stacheln nämlich, sind die äußeren Öffnungen der Aussonderungsgänge an ihrer äußersten Spitze, und bei diesen, den Wärzchen, in der Mitte ihrer erhabenen Oberfläche."

Wir erwähnen diese Anschauungen deshalb etwas ausführlicher, weil ihnen eine längere Geschichte beschieden war. Nicht nur, daß man sie z. B. in Goethes Metamorphose der Pflanzen wiedererkennen kann[1]); auch Robert Brown[2]) sprach 1811 die Ansicht aus, daß die warzigen Hervorragungen an den Pollenkörnern der Proteaceen zur Absonderung dienten und daß durch sie die Befruchtung bei den Arten der genannten Familie gesichert werde. Später hat sich Brongniart in seiner im Jahre 1826 in der Pariser Akademie gelesenen Abhandlung über die Zeugung und Entwicklung des Embryos der Phanerogamen[3]) auf die Untersuchung des Auftretens jener gefärbten, öligen und zum Teil klebrigen Substanz auf der Oberfläche der Pollenkörner eingelassen und meint: sie sei wohl nicht auf der Oberfläche, sondern in den „Zellen", aus denen man sich die äußere Membran der Pollenkörner zusammengesetzt dachte, enthalten und bei den mit Papillen bekleideten seien es eben die Wärzchen oder Stacheln, welche diese Substanz absorbieren, sie in die „Zellen" führen und während der Befruchtung eine geringe Quantität davon ausfließen lassen, wodurch dem Pollen seine Klebrigkeit erteilt werde. Mohl[4]) äußerte sich in ganz ähnlicher Weise, nur noch bestimmter, indem er sagte, daß aus seinen Beschreibungen von den „Zellen", Stacheln und Körnern der äußeren Pollenhaut zugleich erhelle, daß diese als das Aussonderungs- und Aufbewahrungsorgan des zähen Öles zu betrachten seien.

All diesen Ansichten trat Meyen auf Grund besserer Kenntnis des Baues der äußeren Pollenhaut entgegen; er beseitigte nicht nur die Anschauung Mohls, als seien die Stacheln und Höcker auf der Oberfläche der Pollenkörner Zellen, sondern auch die Hypothese, „nach welcher die ölartige Substanz durch die Zellen der äußeren Pollenhaut bald resorbiert, bald ausgesondert werden sollte". „Es bleibt nichts weiter anzunehmen übrig, als daß die Bildung derselben aus der Substanz der früheren Mutterzellen usw. vor sich geht, und daß sie alsdann auf der Oberfläche der Pollenkörner abgelagert wird"[5]).

1) Und zwar in § 64.

2) Vermischte Schriften, II, S. 78.

3) Annales des sciences naturelles. 1827.

4) Ueber den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern 1834, S. 24.

5) Als Nachwirkung der älteren Anschauungen ist die Bemerkung zu betrachten, welche in Endlicher und Unger, Grundzüge der Botanik, Wien 1843,

Auf diesem Stande blieb das Problem bis heute stehen, so daß Goebel noch 1923 schreiben konnte: „Die Herkunft der Substanzen, welche die Vereinzelung der Mikrosporen erschweren oder verhindern, ist meist ebenso unbekannt wie ihre chemische Beschaffenheit“ [1]).

Es ist indes sehr wahrscheinlich, daß wir es, wie schon anderwärts angedeutet [2]), mit Restsubstanzen der Tapete bzw. des Periplasmodiums zu tun haben, die in solcher Weise ausgenützt werden. Es würde sich dabei also um eine Heranziehung der Tapete zur Pollenübertragung handeln, die bei Pflanzen mit zu Pollinien vereinigten Mikrosporen, z. B. Mimoseen und Orchideen, eine erhebliche Steigerung erfährt. Es sei hier an die seit Mohl bekannten eigenartigen Klebkörper von Calliandra erinnert, die Mohl [3]) für Zellkörper hielt, während Fritzsche in ihnen eine aus „formlosem Schleim“ bestehende Masse erkannt und die Massulae der „Inga anomala“ in Fig. 14, Taf. VI seiner Schrift über den Pollen [4]) richtig abgebildet hat. Endlicher und Unger [5]) schlossen sich Fritzsche an, und in jüngster Zeit hat Goebel [6]) erneut betont, daß es sich in den Klebkörpern der Calliandra nicht um eine zelluläre Struktur handelt, sondern um eine „schaumige klebrige Masse, die vielleicht von den Tapetenzellen herrührt“. Auch die Klebkörper der Orchideen gehen aus der die Pollinien

---

S. 250 steht: „Nicht selten werden zwischen diesen Hervorragungen der Exine der Pollenkörner, oder in ihren bisweilen hohlen Spitzen Oeltropfen oder Schleimklümpchen angetroffen, die man ebenfalls als Sekrete des Zellinhaltes ansehen muß.“ Auch Mohl spricht noch 1851 von den Hervorragungen der äußeren Pollenhaut als dem „Sitz einer mehr oder weniger reichlichen Absonderung eines klebrigen Oeles“ (Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig, S. 123).

1) Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 3. Bd., Jena 1923, S. 1706. Schon Meyen mußte bedauern (a. a. O. S. 178), „daß gegenwärtig noch alle chemischen Untersuchungen dieser abgesonderten Stoffe auf den Pollenkörnern fehlen, und dennoch möchten dieselben, wenigstens bei einigen Pflanzen, nicht so schwer anzustellen sein“. Wir weisen namentlich auf verschiedene Liliaceen, z. B. das auf S. 342 Anm. 2 erwähnte Lilium speciosum Thbg. hin, bei dem sich sicher für eine chemische Untersuchung ausreichende Mengen der fraglichen Substanzen gewinnen ließen.

2) Vgl. Troll, W., Über Spathicarpa sagittifolia Schott. Flora. N. F. 23 1928, S. 286 ff.

3) Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. Bern 1834, S. 61 und Taf. 5, Fig. 11. Bei Mohl ist die Pflanze als Inga anomala bezeichnet.

4) Fritzsche, J., Über den Pollen. St. Petersburg 1837, S. 54.

5) Endlicher, St. und Unger, F., Grundzüge der Botanik. Wien 1843, S. 252.

6) Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., 3. Bd., S. 1713.

umkleidenden Tapete hervor, die sich oft gewaltig vergrößert und stielartige Organe, die sogenannten Caudiculae, liefert, die besonders bei den Ophrydeen bedeutende Länge erreichen können [1]).

Den Öffnungsvorgang wollen wir an Fritillaria imperialis studieren. Die Anthere hat im wesentlichen dieselbe Gestalt wie bei Hippeastrum; namentlich ist sie in allen Teilen annähernd gleich breit und das einzelne Lokulament in seiner ganzen Erstreckung von derselben Weite, wie man auch aus der seitlichen Ansicht Fig. 5 *I* ersehen kann. Nur ist die ganze Anthere bedeutend kürzer als bei Hippeastrum und mißt etwa 16 mm.

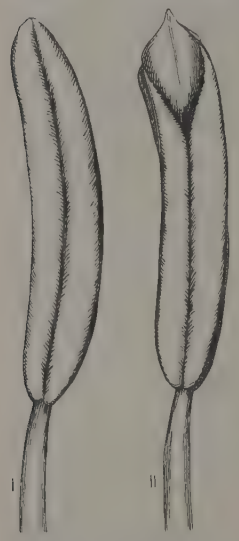


Fig. 5. Fritillaria imperialis. *I* Anthere vor Beginn, *II* bei Beginn der Öffnung. $3^1/_2$ fach vergr.

Im Öffnungsvorgang muß man allgemein zwei Phasen unterscheiden [2]). In der ersten Phase wird das Septum zwischen den beiden Lokulamenten jeder Theka aufgelöst, worauf sich das beiden Sporangien gemeinsame Stomium öffnet. Es ist nunmehr als feiner Spalt in der von den beiden Sporangien gebildeten Furche wahrzunehmen. Erst in der zweiten Phase, die der

1) Vgl. Hirmer, M., Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte. Flora, N. F. 13, S. 213ff.

2) Was schon Purkinje erkannt hat, wenn er über die Zellen des Endotheziums schrieb: „... vim acquirunt, quae.... loculum aperit valvulasque evolvit" (De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis commentatio phytotomica. Vratislaviae 1830). Es hat sich an diese Frage eine an Mißverständnissen reiche Polemik zwischen Steinbrinck und Schneider geknüpft (vgl. Ber. d. D. Bot. Ges. 1909—1911). Die Tatsache der Zweiphasigkeit des Öffnungsvorganges kann aber wohl kaum in Abrede gestellt werden, wenn auch in der Frage nach den Ursachen der ersten Dehiszenz die Meinungen auseinandergehen. Entschieden unrichtig ist es, wenn es in dem von Strasburger, Noll, Schenck und Schimper begründeten Lehrbuch der Botanik heißt: „In der Regel wird die Scheidewand zwischen den beiden Pollensäcken beim Öffnen zerrissen" (16. Aufl., Jena 1923, S. 470), wo sie doch schon vor Beginn des eigentlichen Öffnungsvorganges zerstört ist. Sie verschwindet nämlich auch in solchen Antheren, die sich nur durch einen kleinen Porus öffnen, bei denen ein Zerreißen also gar nicht in Frage kommt. So ist sie bei Spathicarpa sagittifolia, bei welcher der Öffnungsporus in der Mitte der Theka liegt (vgl. die in Anm. 2 auf S. 331 zitierte Arbeit darüber!), regelmäßig auch in der oberen und unteren Hälfte der Anthere verschrumpft. Wie Goebel vermutet, wird die Dehiszenz des Stomiums, ähnlich wie bei den Farnsporangien, veranlaßt durch die Auflösung der Mittellamellen zwischen den betreffenden Zellen (Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., 3. Bd., S. 1693).

ersten entweder unmittelbar folgt oder unter ungünstigen Bedingungen, z. B. bei Regenwetter, durch ein größeres Zeitintervall von ihr getrennt ist, setzt der eigentliche Öffnungsvorgang ein, der auf der „Schrumpfung“ [1]) der Zellen der Faserschicht (und angrenzender Zellschichten des Konnektivs) beruht und in zwei Komponenten zerlegt werden kann: eine Längs- und eine Querschrumpfung. Erstere führt zu einer sehr beträchtlichen Verkürzung der Anthere, so daß sie schließlich nur mehr eine Länge von 6 mm (gegenüber 16 mm beim Beginn der Schrumpfung) aufweisen kann. Die Querschrumpfung aber äußert sich vor allem in dem Klaffen des Stomiumspaltes und der Umkrümmung der freien Sporangienwände (Valven). Diese beginnt an der Spitze der Anthere, wie Fig. 5 *II* zeigt, und schreitet nach der Basis zu fort, bis schließlich die ganze Innenseite der Pollenfächer vollständig nach außen gekehrt ist. Die zweite Phase des Öffnungsvorganges besteht also lediglich in der Erweiterung des schon während der ersten Phase gebildeten Spaltes in jeder Theka [2]).

Natürlich muß man für die Längs- und Querschrumpfung verschiedene Elemente der Faserschicht verantwortlich machen. Vermutlich sind an der Längsschrumpfung vor allem die Faserzellen des Konnektivs beteiligt, während die Querschrumpfung hauptsächlich von den Faserzellen der Valven hervorgerufen werden dürfte. Das Endothezium der Fritillariaanthere ist sehr stark entwickelt und besteht in den freien Wänden der Sporangien aus zwei bis drei Zellschichten. Die angrenzenden Zellen des Konnektivs sind ebenfalls in die Faserschichten einbezogen. Es besteht nun zwischen den Elementen der Faserschicht im Konnektiv und den freien Wänden der Sporangien eine charakteristische Verschiedenheit, dergestalt, daß erstere zum größten Teil langgestreckt und mit ringförmigen oder spiraligen Wandverstärkungen ausgestattet sind; die im Umkreis der Sporangien selbst liegenden Faserzellen zeigen dagegen eine andere Art der Verstärkung: ihre

1) Von einer solchen ist hier unabhängig von der alten Streitfrage, ob ein hygroskopischer oder ein Kohäsionsmechanismus das Öffnen der Anthere bewirke, die Rede. Wir verstehen also unter Schrumpfung lediglich die Volumverringerung der Anthere.

2) Das Öffnen der Antheren darf nicht, wie man gelegentlich lesen kann (z. B. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1. Bd., S. CXXIII), als ein „Aufspringen“ bezeichnet werden. Schon der alte Koelreuter, übrigens ein ausgezeichneter Kopf und feiner Beobachter, mußte dieser unrichtigen Ansicht entgegentreten (a. a. O. S. 9): „Die Beutelchen der Staubkölbchen öffnen sich bei den allermeisten Pflanzen allmählich, und bersten nicht, wie noch viele auf den heutigen Tag fälschlich vorgeben, auf einmal auf.“

Innenwände weisen starke Verdickungen auf, die sich auf die Radialwände faserartig ausstrahlend fortsetzen, auf den Außenwänden dagegen fehlen. Sie seien kurz als „Korbfaserzellen" bezeichnet. Den für das Konnektiv geschilderten Elementen gegenüber sind sie isodiametrisch oder transversal gestreckt. Es besteht kein Zweifel, daß auf sie die Querschrumpfung der Hauptsache nach zurückgeht, auf die longitudinal gestreckten Elemente des Konnektivs dagegen die Längsschrumpfung, wie wir schon vor Jahren am Beispiel von Erythraea centaurium angedeutet haben [1]).

Den Übergang von hier zu Galanthus vermittelt das dieser Gattung nächst verwandte Leucojum. Ein Staubblatt mit noch ungeöffneter Anthere von Leucojum vernum ist in Fig. 6 *I* dargestellt. Es unterscheidet sich von dem der Fritillaria imperialis nur unwesentlich, wenn man von der geringen Länge des sowohl in Fig. 5 wie in Fig. 6 unvollständig wiedergegebenen Filamentes absieht. Auch ist die Anthere nicht beweglich (versatil) inseriert. In ihrer Gestalt macht sich vor allem eine, wenn auch nicht sehr beträchtliche Verschmälerung nach der Spitze zu bemerklich. Ihre Länge beträgt 6,3 mm.

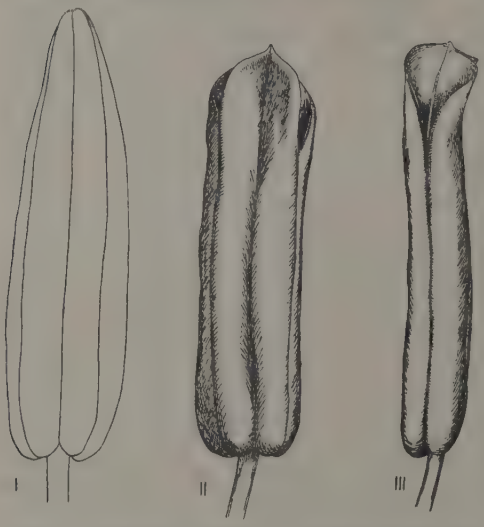


Fig. 6. Leucojum vernum. *I* Anthere vor Beginn der Öffnung. *II*, *III* Geöffnete Antheren in Ober- und Seitenansicht. 12 fach vergr.

Ein bedeutender Unterschied gegenüber Fritillaria besteht aber im Öffnungsvorgang. Man stelle sich vor, daß bei Fritillaria die Umkrümmung der Valven jeder Antherenhälfte auf die Spitze beschränkt, also auf dem Stadium stehen bleibt, das in Fig. 5 *II* festgehalten ist! Über dieses Stadium kommt die Anthere von Leucojum nicht hinaus, sie öffnet sich vollständig nur an der Spitze, während im übrigen die Valven sich nicht zurückschlagen, sondern in ihrer ursprünglichen Lage verharren. Es liegt also hier eine deutliche Hemmung des Öffnungsvorganges vor, die es nunmehr genauer zu bestimmen gilt.

1) Vgl. Troll, W., Über Staubblatt- u. Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Flora. N. F. 15, 1922, S. 243 f. Genauer werden diese Verhältnisse in einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von Frl. S. Richter behandelt werden.

Es fragt sich vor allem, ob man die am Beispiel von Fritillaria unterschiedenen Phasen auch hier erkennen kann. In einer sich eben öffnenden Blüte findet man die Theken bereits aufgesprungen, die Stomien also geöffnet. Das die beiden Sporangien trennende Septum ist größtenteils zerstört. Die erste Phase des Öffnungsvorganges ist also deutlich wahrzunehmen. Die Hemmung kann somit nur die zweite, die Schrumpfungsphase betreffen und äußert sich in deren beiden Komponenten.

Die Längsschrumpfung ist nur sehr gering. Besaß die Anthere vor der Öffnung eine Länge von 6,3 mm, so maß sie nachher noch 5,2 mm, hat sich also nur unwesentlich, um 17,5 %, verkürzt, während die Längsschrumpfung bei Fritillaria imperialis 73 % beträgt.

Ebenso unbedeutend ist die Querschrumpfung. Zu einem vollen Erfolge führt sie eigentlich nur an der Spitze der Anthere. Im übrigen Teile krümmen sich die Valven nicht auseinander und lassen zwischen sich nur den schon während der ersten Phase entstandenen Spalt frei.

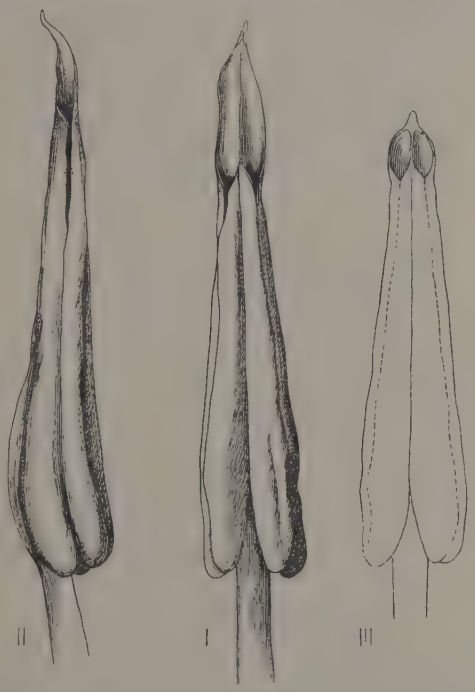


Fig. 7. Galanthus nivalis, geöffnete Antheren *I* in Ober- und *II* in Seitenansicht. Vergr. *III* Schematisierte Darstellung einer poriziden Anthere. Das Stomium jeder Theka hat sich nur an der Spitze geöffnet.

Der Öffnungsvorgang bei Leucojum ist also dadurch von dem vollständig sich öffnender Antheren unterschieden, daß die zweite Phase unvollständig ist. Und zwar ist sowohl die Längs- wie die Querschrumpfung gehemmt. Verantwortlich zu machen ist dafür die Ausbildung des Endotheziums, die wir an den sich ganz ähnlich verhaltenden Antheren von Galanthus weiter verfolgen wollen.

Bei Galanthus weicht die Gestalt der Antheren von der für Fritillaria beschriebenen noch stärker ab als bei dem eine Mittelstellung

zwischen beiden einnehmenden Leucojum. Die Antheren sind hier, wie Fig. 7 zeigt, zugespitzt, sie sind am breitesten an ihrer Basis und verschmälern sich nach oben. Eine klare Vorstellung von dem Betrag dieser Verschmälerung geben die Querschnitte der Fig. 8 (von Galanthus Elwesii), von denen *I* an der Basis, *II* unter der Spitze geführt ist.

Diese Gestalt der Antheren hängt damit zusammen, daß sie einen Streukegel bilden. Bei Leucojum ist ein solcher nicht vorhanden; die

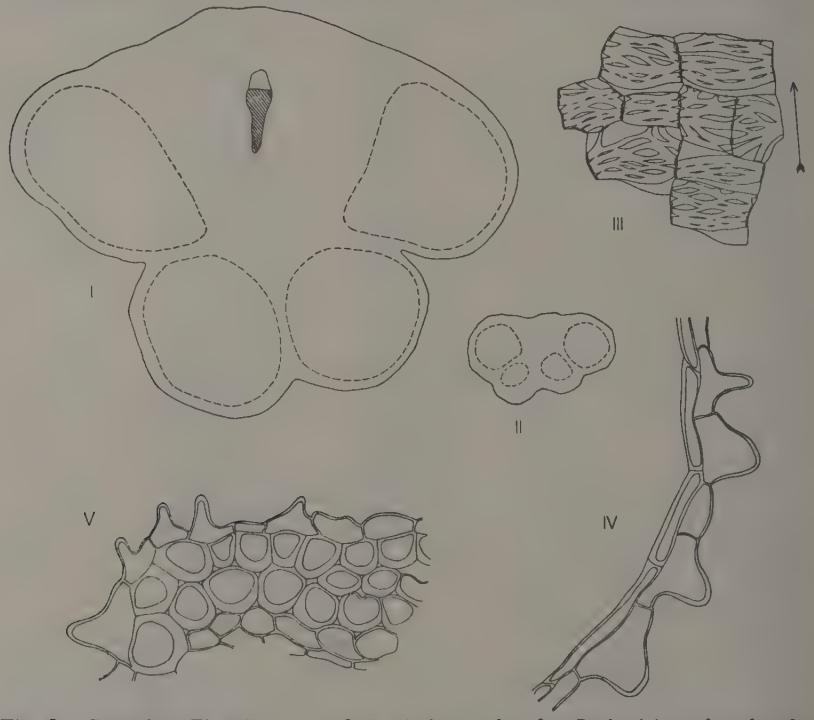


Fig. 8. Galanthus Elwesii. *I*, *II* Querschnitte nahe der Basis (*I*) und nahe der Spitze (*II*) der Anthere. Die papillöse Beschaffenheit der Epidermis ist nicht wiedergegeben. 60 fach vergr. *III* Zellen des Endotheziums von der Fläche gesehen, aus der Mitte der Anthere. Der Pfeil gibt die Richtung der Längsachse der Anthere an. *IV* Stück der Wand einer reifen Anthere aus einem Querschnitt im unteren Drittel. Unter der papillösen Epidermis liegt die aus tangential stark gestreckten Zellen bestehende Faserschicht. *V* Stück der Wand einer reifen Anthere nahe deren Spitze, im Querschnitt. Rechts ins Konnektiv übergehend. Das Endothezium ist hier 2—3 Zellagen stark. *III*, *IV* und *V* sehr stark vergr.

Staubblätter neigen nicht zusammen, sondern divergieren voneinander. Dagegen kehrt dieselbe zugespitzte Gestalt der Antheren wie bei Galanthus wieder bei anderen Pflanzen mit Streukegel, sehr deutlich z. B. bei Cyclamen, worauf oben schon hingewiesen wurde. Welche biolo-

gische Bedeutung ihr zukommt, wird sich erst bei Behandlung des Pollens zeigen.

Weiter ist bemerkenswert die Starrheit der Antheren, der wir wieder bei anderen Pflanzen mit Streukegel begegnen. Sie beruht vor allem auf ihrer festen Verbindung mit dem Filament, das sich nicht wie bei den versatilen Antheren nach der Spitze zu verjüngt, sondern seine Querschnittsdicke beibehält und so ins Konnektiv übergeht. Die Antheren sind auf diese Weise in ihrer Lage ziemlich streng fixiert, was insofern von Bedeutung sein dürfte, als eine ungestörte Pollenentleerung hier nur bei annähernd senkrechter Stellung der Pollensäcke möglich ist. Anderseits werden die Antheren, vom Kopf des Insekts aus ihrer Lage gebracht, wieder in diese zurückschnellen, wobei der Pollen aus ihnen herausgeschleudert wird.

Vor allem interessiert uns aber der Bau der Antherenwand von Galanthus, mit dem die Hemmung des Öffnungsvorganges zusammenhängen muß. Denn auch hier öffnen sich die Theken, ebenso wie bei Leucojum, vollständig nur an der Spitze, nur mit dem Unterschied, daß infolge der zugespitzten Gestalt der ganzen Anthere die „Poren" sehr klein sind (Fig. 7).

Die Angaben, die Chatin[1]) über den Antherenbau von Galanthus nivalis gemacht hat, sind so dürftig und ungenau, daß man eine deutliche Vorstellung davon nicht bekommt. Wir untersuchten Galanthus Elwesii, der etwas größere Antheren besitzt, im übrigen aber Galanthus nivalis gleicht.

Zunächst fällt die Zartheit der Antherenwand auf. In einer vor der Reife stehenden Anthere besteht sie aus zwei Schichten, der bis auf die Umgebung des Stomiums stark papillösen Epidermis und der unter ihr gelegenen Faserschicht. Deren Zellen haben einen sehr geringen radialen Durchmesser und sind in tangentialer Richtung gestreckt (Fig. 8 *IV*). Die Wandverstärkungen bestehen in einer netzförmigen Verdickung der Innenwände, die auf die Radialwände ausstrahlt, während die Außenwände unverdickt sind (Fig. 8 *III*). Eine bedeutendere Ausbildung erfährt die Faserschicht jedoch nur an der Spitze der Anthere. Sie ist hier nicht nur zweischichtig, sondern setzt sich auch über das Konnektiv fort, sowohl an dessen Außenseite (in 2—3 Zellagen) wie an der Innenseite (1 Zellage). Die fibrösen Zellen, die einen radialen Durchmesser von 8,2 μ bis 13,2 μ gegenüber 5,9 μ im unteren Drittel der Anthere haben, sind im Querschnitt rundlich und mit einer an-

1) De l'anthère. Paris 1870, besonders Pl. XXXIV.

sehnlichen, U-förmigen Wandverdickung ausgestattet (Fig. 8 *V*). Es ist klar, daß die Kontraktion der Faserschicht hier den größten Betrag erreichen muß. Tatsächlich kann man hier auch die Einstülpung der unverdickten Außenwände der Faserzellen (ähnlich wie bei den Zellen des Farnannulus) sehr gut beobachten. Weiter unten ist das Ausmaß der Schrumpfung offenbar zu gering, um eine Aufkrümmung der Valven herbeiführen zu können, weshalb diese hier in ihrer ursprünglichen Lage verbleiben. Wir gewahren also, wie zu erwarten war, eine deutliche Beziehung zwischen der Ausbildung des Endotheziums und dem Verhalten der Anthere bei der Öffnung. Ihre unbedeutende Querschrumpfung hat ihren Grund in der rudimentären Entwicklung der Faserzellen in den Sporangienwänden.

Entsprechend müßte für das beinahe völlige Ausbleiben der Längsschrumpfung das Fehlen von kontraktilen Zellen im Konnektiv verantwortlich zu machen sein. Tatsächlich ist von solchen Zellen im Konnektivgewebe (abgesehen von der Antherenspitze) keine Spur zu erkennen. Es besteht fast durchweg aus dünnwandigen parenchymatischen Elementen, die nur in der Umgebung der Ansatzstellen der die beiden Sporangien jeder Theka voneinander trennenden Septen ähnlichen Bau zeigen wie die rudimentären Faserzellen. Das in die Anthere eintretende Leitbündel ist im oberen Teil derselben nicht mehr nachweisbar.

Gegenüber anderen Liliifloren zeigt also der Bau und der Öffnungsvorgang der Antheren von Galanthus eine beträchtliche Hemmung, die aber, wie gleichzeitig betont werden muß, mit der Gesamtgestalt der Blüte in Wechselbeziehung steht und losgelöst davon nicht verstanden werden kann. Vor allem aber ist zu ihrer Würdigung die Kenntnis der Eigenschaften des Pollens notwendig.

Wie Goebel[1]) schon angedeutet hat, leitet sich die porizide Öffnung der Antheren aus der longiziden ab (in ähnlicher Weise, wie dies für manche Marattiaceen mit Porenkapsel gilt, den Formen mit longiziden Sporangien gegenüber), d. h. sie ist zustande gekommen durch Verkürzung des Längsspaltes. Antheren, wie sie Leucojum oder Galanthus besitzen, vermitteln hier den Übergang. Man braucht nur den Fall zu setzen, daß die beiden Theken (Fig. 7 *I*) bis auf die Ausgänge an ihrer Spitze überhaupt geschlossen bleiben, mithin auch die erste Phase des Öffnungsvorganges ausfällt, so erhält man porizide Antheren (Fig. 7 *III*). Solche besitzt z. B. Solanum Dulcamara, wo man deren Genese noch klar durchschauen kann, insofern als besonders die Epidermiszellen in der Stomiumlinie an Größe bedeutend von den übrigen abweichen (vgl. oben S. 326!).

Stärker abgeleitet sind die ebenfalls poriziden Antheren der meisten Melastomaceen. Sie lassen die eben skizzierten Zusammenhänge mit den longiziden

1) Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., 3. Bd., S. 1696.

Antheren unmittelbar nicht mehr erkennen. Aber auch hier gibt es vereinzelte Formen, welche ihre Herkunft dartun. Durch kurze Längsrisse öffnen sich die Antheren in den Tribus der Memecyloideae und Astronioideae. Bei Sonerila Leopoldii stimmen sie durchaus mit der schematisierten Fig. 7 *III* überein, d. h. es öffnet sich jede der beiden Theken mit einem eigenen Porus (vgl. dazu Ziegler, A., Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. Botanisches Archiv 9, 1925, S. 434 f. und S. 444 f., wo in Fig. 167 bis 170 auch gute bildliche Darstellungen gegeben sind). Bei den meisten Formen dagegen erfolgt die Dehiszenz in einem einzigen endständigen Porus; dieser entsteht nach Ziegler durch Schrumpfung einer von kleinen Zellen gebildeten Gewebepartie des Konnektivs, die da, wo sie an die Oberfläche kommt, die gleichen zarten und unverdickten Wände besitzt wie im Innern. Nur die erwähnten Übergangsformen erlauben uns auch diese Verhältnisse an die gewöhnlichen anzuschließen, während sie für sich betrachtet unverständlich wären.

Die Beschaffenheit des Pollens.

Als besondere Eigenschaft des Pollens von Galanthus und anderen Pflanzen mit Streukegel (z. B. Cyclamen, Symphytum) wird von den Blütenbiologen seine Pulverigkeit oder Mehligkeit angegeben. Genauer untersucht sind die Verhältnisse jedoch nicht.

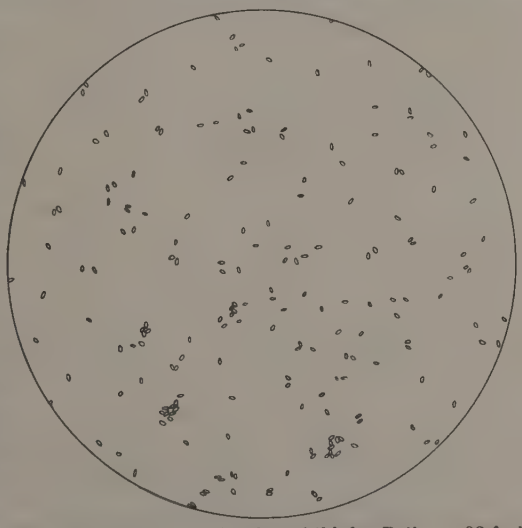


Fig. 9. Galanthus nivalis, Streubild des Pollens. 33 fach vergr.

Wenn der Pollen von Galanthus pulverig ist, so muß sich dies in seinem Streubild äußern. Man erhält es, wenn man eine kleine Portion der Pollenmasse mit einem feinen Pinsel aufnimmt und durch leichtes Klopfen über einem Objektträger verstäubt. Unter dem Mikroskop bekommt man dann das in Fig. 9 festgehaltene Bild.

In diesem fällt besonders auf, daß die Pollenkörner ziemlich gleichmäßig verteilt, jedenfalls so gut wie gar nicht zu Häufchen zusammengeballt sind. Der Pollen von Galanthus verhält sich darin ganz ebenso wie der von windblütigen Pflanzen. In Fig. 10 ist das Streubild des Pollens von Corylus Avellana dargestellt, es stimmt in

der zerstreuten Lage der Pollenkörner vollständig mit dem Streubild von Galanthus überein, was besonders deutlich wird, wenn man den Pollen einer anderen insektenblütigen Pflanze vom gewöhnlichen Verhalten zum Vergleich heranzieht, z. B. Hippeastrum. In seinem Streubild (Fig. 11) sind die Pollenkörner in höchst charakteristischer Weise zu kleinen Häufchen zusammengeballt, was bei dem schon oben erwähnten Vorhandensein klebriger Substanzen nicht überraschen wird. Galanthus hat also ein ähnliches Pollenstreubild wie windblütige Pflanzen, und es liegt die Vermutung nahe, daß dies in der Abwesenheit einer Klebmasse seinen Grund hat.

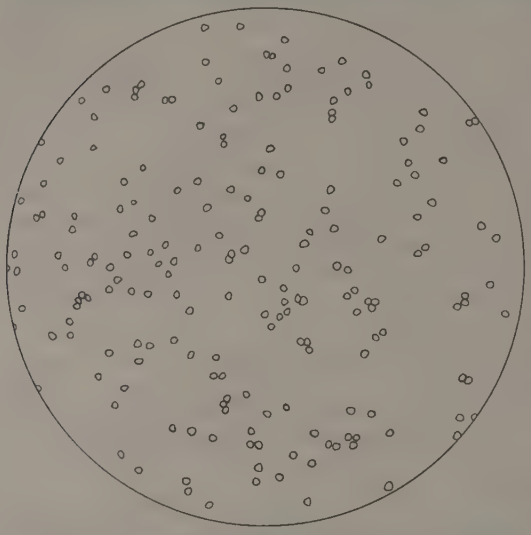


Fig. 10. Corylus Avellana, Streubild des Pollens. 33fach vergr.

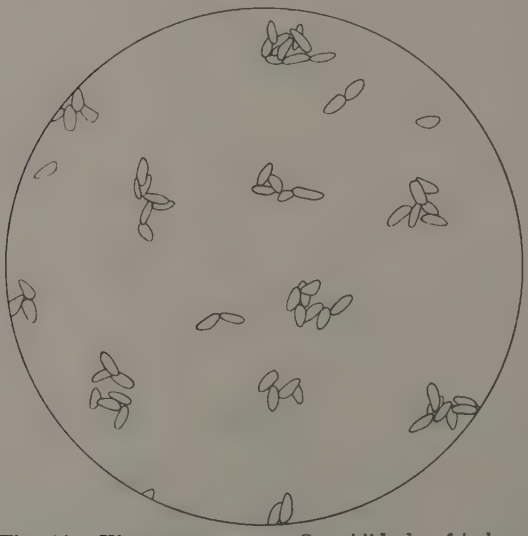


Fig. 11. Hippeastrum spec., Streubild des frischen Pollens. 33 fach vergr.

Untersucht man den Pollen von Corylus auf das Vorhandensein von Klebstoffen, so hat das keinen Erfolg. Auch an Pollenkörnern, die sich noch innerhalb der Pollensäcke befinden, ist nichts davon zu sehen, obwohl diese offenbar ein wenig klebrig sind und z. B. dann, wenn man sie austrocknen läßt, am Objektträger ziemlich fest haften. Vermutlich ist ihre Oberfläche im frischen Zu-

stand etwas schleimig. Pollen aus geöffneten Antheren zeigen diese Eigenschaft nicht mehr.

Bei Galanthus dagegen sind die Pollenkörner mit zahlreichen Tröpfchen einer optisch sich ähnlich verhaltenden Substanz behaftet, wie sie für Hippeastrum geschildert wurde. Sie finden sich besonders an der konvexen Seite der bohnenförmigen Mikrosporen[1]), und man könnte zunächst denken, daß es sich um eine warzenförmige Ornamentierung der Exine handelt. Schwefelsäurebehandlung überzeugt aber vom Gegenteil. Sie beseitigt die vermeintlichen Hervorragungen augenblicklich, und nachher ist die Exine glatt wie an den Pollenkörnern von Corylus.

Auch Pollen, der in Alkohol gelegen hatte, zeigt diesen Belag nicht mehr. Es müssen also doch ähnliche Substanzen wie bei anderen entomophilen Pflanzen sein und es steigt die Frage auf, ob nicht die Zurückführung der Klebrigkeit des Pollens, z. B. von Hippeastrum, auf diese „Öltröpfchen“[2]) an ihm ein Fehlschluß ist.

Fig. 12. Hippeastrum spec., Streubild des in Alkohol gewaschenen und getrockneten Pollens. 33 fach vergr.

Die Entscheidung bringt ein kleiner Versuch. Es wurde eben erwähnt, daß die „Öltröpfchen“ bei Galanthus in Alkohol verschwinden, also wohl aufgelöst werden. Das gleiche gilt für Hippeastrum. Mit Alkohol behandelter Pollen dieser Pflanze dürfte also, wenn seine Klebrigkeit auf dem Vorhandensein der öligen Substanz beruht, diese Eigenschaft nicht mehr zeigen, er müßte ein ähnliches Streubild liefern, wie wir es für Galanthus fanden.

---

1) Worin man einen Hinweis auf ihre Herkunft erblicken mag. Denn diese Seite ist im Tetradenverband die freie Außenseite der Mikrosporen, auf die nach Auflösung der Wände der Mutterzellen leicht Stoffe von der Tapete her aufgelagert werden können.

2) Von solchen ist natürlich wie oben nur mit Vorbehalt und deshalb die Rede, weil sich die fraglichen Substanzen Wasser gegenüber wie Öl verhalten.

Es wurde zu diesem Ende eine Portion Hippeastrumpollen in Alkohol kurz gewaschen und nachher getrocknet. Schon bei der Behandlung mit dem Pinsel zeigte er sich dann verändert und von staubiger Beschaffenheit. Und in seinem Streubild (Fig. 12) fehlten nun vollständig die charakteristischen Häufchen. Vielmehr lagen die Pollenkörner durchweg einzeln, also ebenso wie bei Corylus oder Galanthus.

Damit ist wohl gezeigt, daß den „Öltröpfchen" wirklich die Bedeutung eines Klebstoffes zukommt. Es könnte aber immerhin sein, daß sich darin nicht alle Pflanzen gleich verhalten, daß also die Öltröpfchen nicht überall die gleiche Beschaffenheit zeigen.

Es sei hier noch auf Cyclamen hingewiesen, dessen Pollen ebenfalls mehlig ist. Er macht aber eine Veränderung durch. Untersucht man ihn im frischen Zustand, so ist er schön gelb und klebrig. Der Luft ausgesetzt verliert er diese Eigenschaften und wird weißlich[1]).

Bei mikroskopischer Untersuchung ergibt sich:

1. Frischer Pollen ist mit „öligen" Substanzen behaftet.
2. Pollen, der etwa 24 Stunden der Luft ausgesetzt war, zeigt diese Stoffe nicht mehr. Er ist weiß, was offenbar mit dem Verschwinden des „Öles" zusammenhängt. Sein Streubild hat keine Häufchen aufzuweisen, die im frischen Zustand zahlreich vorhanden sind.

Verwendet wurde von uns Cyclamen persicum. Andere Arten stimmen damit vollkommen überein.

Macht man den gleichen Versuch mit Pollen von Hippeastrum, so zeigt sich keine Veränderung an ihm. Er behält auch nach längerem als 24stündigem Liegen an der Luft seine gelbe Farbe und Klebrigkeit bei, ja zeigt letztere Eigenschaft eher noch in erhöhtem Maße.

Offenbar sind die entsprechenden Substanzen bei Cyclamen flüchtig. Der Pollen bleibt in der geöffneten Anthere zunächst liegen und ist dabei der Luft ausgesetzt. Tatsächlich findet man Pollen aus der Antherenspitze stets weißlich und pulverig, während der von der Luft abgeschlossene im Grunde der Pollensäcke gelb und klebrig ist. Er verliert diese Eigenschaft erst, wenn er, nach Entfernung der bereits abgetrockneten Pollenmassen, an ihre Stelle rückt und mit der Luft in Berührung kommt.

Es sind also diese öligen Substanzen auf den Pollenkörnern nicht überall von der gleichen Beschaffenheit[2]). Entweder sie besitzen eine

1) Vgl. die Bemerkung, die W. Lüdi darüber gemacht hat (Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 5. Bd., 3. Teil, S. 1840).

2) Es sei hier beiläufig auch aufmerksam gemacht auf den Pollen einiger Liliaceen, z. B. von Lilium speciosum Thbg. Er ist in den noch geschlossenen

offenbar nur sehr geringe Viskosität wie bei Galanthus, oder aber sie sind flüchtig wie bei Cyclamen. Es ist dieses abweichende Verhalten gerade bei Pflanzen mit Streukegel wichtig, weil bei ihnen der Pollen sonst nicht oder nur unvollständig entleert werden könnte; denn er muß hier durch seine eigene Schwere aus der Anthere herabrieseln. Die Richtigkeit dieser Überlegung bestätigt z. B. Fritillaria imperialis, die klebrigen Pollen besitzt. Bei ihr gelingt es nicht, oder doch nur sehr unvollkommen, aus einer Anthere, die sich erst an der Spitze geöffnet hat (Fig. 5 *II*), Pollen herauszuschütteln, eben weil die Mikrosporen infolge ihrer Klebrigkeit sich zusammenballen und die apikale Öffnung verstopfen. Anderseits dürfte die zugespitzte Gestalt der Anthere die Gefahr der vorzeitigen Entleerung des losen pulverigen Pollens, wenn nicht verhüten, so doch verringern. Es wäre hier also der Mangel der Klebrigkeit, durch welche der Pollen sonst an der geöffneten Anthere festgehalten wird (vgl. oben S. 327!), durch die Gestalt der Antheren kompensiert. Bei Leucojum z. B. bekommt man, wenn man die Antheren über einem Objektträger ausstäubt, regelmäßig sehr dichte Streubilder (obwohl der Pollen etwas klebrig ist), was mit der Weite der Öffnungen zusammenhängen dürfte. Ob man deshalb allerdings von einer schlechteren Anpassung dieser Pflanze an die besonderen Bedingungen des Insektenbesuches in nickenden Blüten sprechen kann, ist mehr als fraglich, da es überhaupt noch nicht feststeht, inwieweit die oben erwähnten Eigentümlichkeiten nickender Blüten mit Streukegel eine wichtige biologische Bedeutung haben.

Antheren intensiv gelb gefärbt. An den geöffneten Antheren aber ist er rostbraun. Wie nähere Untersuchung zeigt, sind die Mikrosporen auch hier von einem gelben Klebstoff überzogen, der sehr reichlich vorhanden ist. Ob aber die Umfärbung des Pollens auf einer mit diesem Klebstoff vorgehenden Veränderung beruht oder die Mikrosporen selbst betrifft, konnte ich, da die Pflanzen im Verblühen waren, nicht mehr feststellen. Nur so viel sei bemerkt:

1. Pollen in absoluten Alkohol gebracht, behält seine dunkle Farbe bei; der Alkohol färbt sich dabei leicht violett.
2. Setzt man einem solchen Präparat Wasser zu, so nimmt Lösung und Pollen gelbe Farbe an.
3. Auch Kalilauge (10%ig) bewirkt ein sofortiges Umschlagen der rostbraunen Farbe des Pollens in Gelb.

Daß in anderen Fällen der meist goldgelbe bis orangegelbe Klebstoff für die Farbe des Pollens verantwortlich zu machen ist, zeigt sich beim Waschen in Alkohol. Salvia patens z. B. besitzt einen intensiv goldgelben Pollen, dessen einzelne Körner auch, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, dicht mit einem beinahe orangerot gefärbten „Öle" überzogen sind. Entfernt man dieses mit Alkohol, so erscheint der Pollen gebleicht. Es mag aber recht wohl sein, daß bei manchen Pflanzen, wie ältere Autoren angeben, auch die Exine die Trägerin der Pollenfarbe ist.

Die chemische Zusammensetzung des Fichten- und Tannenholzes in den verschiedenen Jahreszeiten.

Von **Ernst Gäumann.**

Mit 12 Abbildungen im Text.

[Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich[1]).]

Die unterschiedliche chemische Zusammensetzung, insbesondere der unterschiedliche Nährstoffgehalt des Holzes in den verschiedenen Jahreszeiten ist schon wiederholt der Gegenstand von Untersuchungen gewesen. So haben sich schon Hartig (1882), Alfr. Fischer (1891), Leclerc du Sablon (1904) und Tuttle (1921) mit dieser Frage bemüht. Doch konnte infolge der außerordentlich großen Schwierigkeiten der Materialbeschaffung keine dieser Untersuchungen auf einer wünschbar breiten Basis durchgeführt werden.

Durch das Zusammentreffen verschiedener günstiger Umstände wurde es dem Verfasser möglich, diesen Fragen wenigstens für die Fichte und die Tanne vom September 1926 bis zum August 1927 im Rahmen eines größeren Zyklus, über den später an anderer Stelle berichtet werden soll, ebenfalls näher zu treten. Der Umstand, daß diese Untersuchungen nur als Nebenfrage eines anders gerichteten Programmes ausgeführt werden konnten, legte in der Auswahl der Analysen eine gewisse Zurückhaltung auf. Aus ähnlichen Gründen hat der Verfasser auf eine eingehende Besprechung der Literatur verzichtet; er möchte also nur die Untersuchungsergebnisse, die während der 12 Monate an den betreffenden Fichten- und Tannenstämmen erzielt worden sind, ohne sehr ausführliche Kommentare vorlegen.

Die betreffenden 12 Monate zeichnen sich durch einen verhältnismäßig günstigen Witterungsverlauf aus. Auf einen naßkalten und trüben Frühsommer 1926 folgte ein warmer, heiterer und trockener Hoch-

1) Diese Untersuchung wurde unterstützt durch die schweizerische Stiftung für volkswirtschaftliche Forschung. Ihrem Stiftungsrat und insbesondere ihrem Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. E. Bosshard (Zürich), möchte der Verfasser auch hier seinen Dank wiederholen.

sommer und Herbst, einzig der Oktober weist verhältnismäßig reiche Niederschläge auf; der November gehört sogar zu den wärmsten Novembermonaten seit einem halben Jahrhundert; die positive Abweichung des Monatsmittels der Temperatur beträgt etwa 2°. Der Winter war (mit Ausnahme des Monats Januar) ausgesprochen kalt und führte daher zur Ausbildung einer richtigen Schneedecke. Das Frühjahr 1927 war mild und regnerisch, der Sommer kühl und ebenfalls niederschlagsreich. Besonders beim August 1927 beträgt die negative Abweichung des Monatsmittels der Temperatur etwa 1° und die positive Abweichung der Niederschlagsmenge etwa 80%.

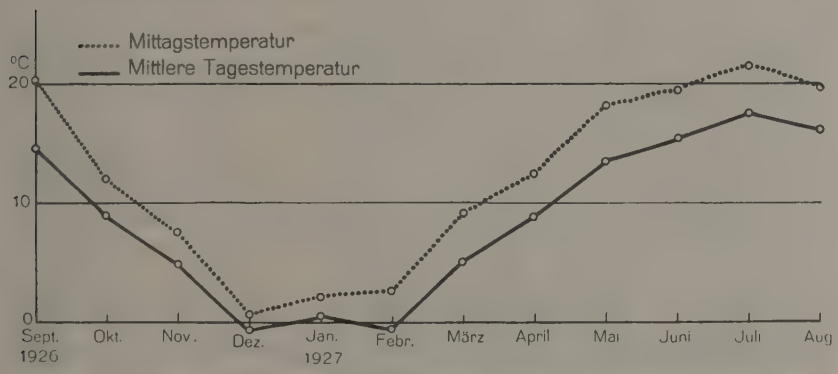


Fig. 1. Annähernde Temperatur- und Niederschlagsmittel des Versuchswaldes (nach Gäumann, 1927).

Zur genaueren Orientierung sind in Tabelle 1 die monatlichen Niederschlagsmittel der Stadt Zofingen (in deren Bereich der Versuchswald liegt) und die monatlichen Temperaturmittel der Stadt Aarau, 14 km NO von Zofingen gelegen, angeführt. Der jährliche Gang der mittleren Mittagstemperatur und der mittleren Tagestemperatur ist überdies in Fig. 1 graphisch dargestellt.

Der Versuchswald (Gemeindewald der Stadt Zofingen) liegt bei Strengelbach, inmitten des schweizerischen Hügellandes, rund 50 km WSW von Zürich, 470—510 m ü. M. und 50—80 m über der Talsohle der Wigger. Nach einer Charakterisierung, die ich meinem Kollegen, Herrn Prof. Dr. H. Knuchel verdanke, besteht er vorwiegend aus Nadelholz, und zwar größtenteils aus Tannen, mit eingesprengten Fichten und Buchen. Er ist ziemlich gleichalterig und scheint nach Kahlschlag oder rascher Absäumung aus einem ähnlichen, wahrscheinlich stärker lückigen Bestande durch natürliche Besamung hervorgegangen zu sein.

Die meisten Tannen haben einen engen Kern, was darauf schließen läßt, daß unter dem früheren Bestand ein ziemlich geschlossener, 2—4 m hoher Tannenwuchs vorhanden war. Beim Abtrieb entstanden dann Lücken, in denen sich Fichten ansiedelten. Das wirtschaftliche Alter des Bestandes, d. h. die Zeit, welche die Bäume gebraucht hätten, um ihre heutigen Dimensionen bei freier Entwicklung in der Jugend zu erreichen, beträgt 120—130 Jahre. Das absolute Alter der ältesten Tannen mag etwa 150 Jahre betragen.

Die Behandlung des Bestandes war stets eine konservative, d. h. er wurde immer nur schwach und zwar nach dem Prinzip der Niederdurchforstung, also durch Aushieb unterdrückter Stämme, behandelt. Die anfänglich vorhandenen Lücken schlossen sich gegen das Stangenholzalter zu, wobei sich allerdings zahlreiche Stämme zu breitastigen „Protzen" entwickelten. Im späteren Alter wurden die tiefbeasteten Bäume aufgeastet. Vom Bauholzalter an war der Bestand dicht und gleichmäßig geschlossen und blieb es, bis vor etwa 20 Jahren mit den Lichtungen begonnen wurde. Diese erfolgten sehr allmählich und gleichmäßig über die ganze Fläche.

Heute stehen die Bäume in lockerem Schluß. Der Bestand ist sehr langschäftig, astrein, und er weist weder nach der Höhe noch nach dem Durchmesser der Stämme große Verschiedenheiten auf. Die

Tabelle 1. Annähernde Niederschlags- und Temperaturmittel des Versuchswaldes.
(Nach Angaben der Schweiz. meteorologischen Zentralanstalt.)

1926—1927	September	Oktober	November	Dezember	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August
Niederschlagsmittel in mm (Zofinger)												
wirklich	63.1	146.2	53.1	48.8	77.5	67.2	104.5	107.0	83.0	137.1	136.9	212.1
normal (Mittel 1864—1900)	88	96	74	70	51	58	65	71	91	116	110	117
Temperaturmittel in °C (Aarau)												
7h ½	11.57	6.94	4.03	— 1.10	— 0.36	— 2.14	2.34	6.21	11.01	13.55	15.59	14.17
13h ½	20.45	12.15	7.73	0.65	2.18	2.89	9.17	12.57	18.08	19.55	21.53	19.85
21h ½	13.85	8.48	4.25	— 0.88	0.29	— 0.97	4.44	8.58	12.73	14.35	16.48	15.15
Mittel	14.93	9.01	5.07	— 0.55	0.60	— 0.30	5.10	8.99	13.64	15.45	17.52	16.08

Tannen sind 35—38 m hoch, mit Brusthöhendurchmessern von 50 bis 80 cm; die Fichten sind einige Meter kürzer und auch schwächer; doch sind Stämme von 40—60 cm Brusthöhenstärke häufig.

Während die Tannen üppig grün und in vollem Zuwachs begriffen sind, scheinen die Fichten die Altersgrenze bald erreicht zu haben. Immerhin sind sie noch gesund.

Zwischen dem Altholz hat sich eine üppige Verjüngung von Tannen, mit zunehmender Lichtung auch von Fichten, eingestellt, die heute gruppen- und horstweise Höhen von 4—5 m, dazwischen von 0—3 m, erreicht hat (Fig. 2). Tannen und Fichten tragen fast alle Jahre reichlich Zapfen. Durch Begünstigung des Laubholzes wird versucht, die Fruchtbarkeit des Bodens zu erhalten und die Rohhumusbildung in ihren Anfängen zu bekämpfen.

Fig. 2. Bestandesbild des Versuchswaldes (im Vordergrund). Phot. Matthey-Doret.

Der Boden besteht aus einer 7—10 cm dicken Waldhumusdecke, darunter aus einer rund 10 m dicken Schicht eines humusarmen, staubsandigen oder mergeligen Lehmes, zum Teil glazialen Ursprungs, zum Teil einem Verwitterungsprodukt der darunterliegenden unteren Süßwassermolasse. Der Waldhumus enthält (auf die Trockensubstanz berechnet) nach einer Analyse der schweizerischen landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Oerlikon-Zürich im salzsauren Auszug 0,12% Phosphorsäure, 0,91% Stickstoff, 0,13% Kali, 0,26% Kalziumoxyd und 0,19% Magnesia, ferner 27,85% Humus. Seine Reaktion beträgt pH 4,15. Die Lehmschicht enthält in einer Durchschnittsprobe, die 30 cm

unter der Bodenoberfläche gewonnen wurde, im salzsauren Auszug 0,03% Phosphorsäure, 0,07% Stickstoff, 0,07% Kali, 0,13% Kalziumoxyd und 0,09% Magnesia, ferner 0,91% Humus; die Schlämmanalyse ergab 37% Ton (<0,01 mm), 44% Schliff (0,01—0,05 mm), 11% Feinsand (0,05—0,1 mm) und 8% Grobsand (0,1—2,0 mm); die Reaktion beträgt pH 5,30.

Das Arbeitsverfahren war das folgende. Jeden Monat wurde ungefähr um die gleiche Zeit (vgl. die Daten in Tabelle 2—5) morgens früh bei Anbruch der Dämmerung je eine Fichte (Rottanne, **Picea excelsa** [Lam.] Lk.) und eine Tanne (Weißtanne, **Abies pectinata** DC.) gefällt. Und zwar wurde mit besonderer Sorgfalt darauf geachtet, stets möglichst gleichartige, gleichwertige und gleich lebenskräftige Exemplare zu verwenden (Brusthöhendurchmesser je 50—60 cm, Gesamtmasse je 3—3¼ Festmeter). Herrn Direktor Ernst Stalder in Zofingen, der uns bei dieser Arbeit mit seiner Erfahrung zur Seite stand und dessen tatkräftige Unterstützung die Durchführung der Versuchsreihe überhaupt erst ermöglichte, möchte ich auch hier meinen ganz besonderen und herzlichen Dank wiederholen. Ferner möchte ich der Forstverwaltung und der Forstkommission der Stadt Zofingen für die Erlaubnis danken, in dem betreffenden Revier jeden Monat Bäume nach unserer Wahl schlagen zu dürfen.

Die weitere Verarbeitung der gefällten Stämme geschah auf einer 15 km entfernten Säge (Dampfsäge Safenwil). Für die hier zu besprechenden Teilfragen wurde das zweite Stammstück verwendet, also der Abschnitt von 4—8 m Höhe, vom Stock an gerechnet. Zur Untersuchung des „Kernes" (des Reifholzes) wurde, sofern nichts anderes angegeben ist, aus der ganzen Länge des Stammstückes ein Balken von 5—10 cm Querschnitt, 3—5 cm vom Mark entfernt, herausgeschnitten; es handelt sich also um reines Kernholz, ohne jede Beeinflussung vom Splint her. Zur Untersuchung des „Splintes" (des Jungholzes) diente ein ähnlicher, sorgfältig vom Bast befreiter Balken von der Außenseite des Stammes; die Dicke dieses Balkens war naturgemäß von der jeweiligen Dicke des Splintes abhängig; sie ging jedoch nie unter 3 cm hinunter. Diese Balken wurden unmittelbar in meterlange Stücke zerschnitten, nach Zürich gesandt und dort im Trockenschrank bei 50° getrocknet. Hernach wurden sowohl aus den Kern- als aus den Splintbalken dünne Querscheiben im Gesamtgewicht von 5—6 kg herausgesägt, vermahlen und gründlich vermischt. Die analysierten Holzproben stellen also eine Durchschnittsprobe von je 5—6 kg Ausgangs-

substanz dar, welche Ausgangssubstanz stets in der gleichen Stammhöhe und in der gleichen Lage im Innern des Stammes entnommen worden war. Man darf daher diese Proben im Rahmen des technisch möglichen als homogene, gleichwertige Durchschnittsproben bezeichnen.

Es wäre wünschenswert gewesen, jeden Monat nicht nur je eine gleichartige Fichte und Tanne, sondern deren mehrere zu fällen und aus den Einzelanalysen das arithmetische Mittel und den mittleren Fehler zu berechnen. Leider war dies wegen der finanziellen Konsequenzen nicht möglich. Immerhin ließe sich eine Ausgleichsrechnung, falls eine solche für die Auswertung bestimmter Daten als notwendig erscheinen sollte, in dem Sinne durchführen, daß man z. B. im Sinne der Mitscherlichschen Fehlerrechnung je drei aufeinanderfolgende Monate zu einer Gruppe zusammenfaßt und auf diese Weise den Schwankungsbereich einengt. Der Verfasser hat für die vorliegende Arbeit auf eine derartige Ausgleichsrechnung verzichtet, weil die jeweiligen 12 Stämme vom chemischen und ernährungsphysiologischen Standpunkte aus einander außerordentlich ähnlich sind.

Neben der Hauptfrage, der unterschiedlichen chemischen Zusammensetzung des Tannen- und des Fichtenholzes in den verschiedenen Jahreszeiten, ermöglichen die vorliegenden Untersuchungen auch einige Vergleiche zwischen dem Chemismus der Fichte und der Tanne überhaupt. Denn die hier analysierten Fichten und Tannen sind unter den genau gleichen Bedingungen des Bodens, des Klimas und der forstlichen Bestandeserziehung regellos neben- und durcheinander gewachsen. Wo also in den Analysen charakteristische Unterschiede zwischen den Fichten- und den Tannenstämmen auftreten, wird man dieselben auf arteigene physiologische Besonderheiten zurückführen dürfen.

Nach dieser Vorbesprechung gehen wir zur Betrachtung der einzelnen Analysen über. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2—5 zusammengestellt. Die dort eingesetzten Zahlen sind stets die arithmetischen Mittel aus zwei parallel durchgeführten Bestimmungen. Sie wurden auf aschenhaltige Trockensubstanz berechnet; es wurde also auf eine Umrechnung auf aschenfreies Holz verzichtet, da doch wohl ein Teil der anorganischen Salze an organische Substanzen gebunden ist und daher nicht als ein zufällig anwesender Fremdkörper betrachtet werden darf. Da die Methodik der Analyse des Holzes wegen der Komplexheit vieler seiner Bestandteile noch viel zu wünschen übrig läßt, weicht die Summe der analysierten Bestandteile mitunter vom Betrag von 100% ab. Sie beträgt nämlich im Mittel der 12 Stämme $102{,}4 \pm 0{,}5\%$ beim Fichtenkern, $98{,}3 \pm 0{,}8\%$ beim Fichtensplint, $100{,}3 \pm 0{,}7\%$ beim Tannenkern und $105{,}5 \pm 1{,}0\%$ beim Tannensplint.

Tabelle 2. Chemische Zusammensetzung des frisch gefällten Fichtenholzes (Kern).

Fällungszeit 1926—1927	Wasser %	Asche %	Protein %	Hexosane %	Xylan %	Methylpentosan %	Lignin %	Zellulose %	Fettstoffe usw. %	Harze u. Wachs %	Wasserlösl. Stoffe %	Humin III %	Humin IV %	Gesamtextrakt %	Reaktion pH
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
13. September	33.9	0.24	0.049	11.30	11.66	1.42	30.8	36.5	1.06	0.75	1.22	6.51	90.46	9.54	4.90
18. Oktober	33.7	0.24	0 042	11.08	8 54	1.06	30.2	36.9	0.98	0.86	1.18	6.00	90.98	9.02	5.05
15. November	34.7	0.26	0.053	10.72	14 82	1.94	29.6	37.6	0.85	1.06	1.32	6.61	90.16	9.84	5.14
13. Dezember	34.1	0.29	0.059	10.25	11.04	1.82	29.3	38.9	1.06	1.78	1.30	4.65	91.21	8.79	4.83
17. Januar	33.8	0.30	0.063	9.23	11.40	1.52	30.2	40.3	1.25	2.18	1.61	5.80	89.16	10.84	4.77
14. Februar	33.8	0.21	0.056	8.53	12.18	1.22	30.9	37.1	1.44	2.44	1.33	5.81	87.98	12.02	4.83
14. März	34.3	0.19	0.056	8 47	13.74	1.62	31.1	38.2	1.53	2.36	1.42	6.07	88.62	11.38	4.51
18. April	33.8	0.24	0 049	8.63	14.52	1.34	30.6	36.8	1.49	2.04	1.06	5.92	89.49	10.51	4.32
16. Mai	33.4	0.18	0 039	9.76	12.76	1.10	29.4	37.9	1.23	1.56	1.27	6.09	89.85	10.15	4.77
17. Juni	31.9	0.19	0.063	9.84	12.38	1.22	29.7	38.2	1.28	1.06	1.13	5.97	90.56	9.44	4 86
18. Juli	34.2	0.23	0 053	10.27	14.40	1.68	31.4	39.4	1.17	0.84	1.26	5.46	91.27	8.73	4.93
15. August	34.9	0.24	0.044	10.62	13.82	0.78	30.2	37.5	1.09	0.92	1.39	6.36	90.24	9.76	5.02

Tabelle 3. Chemische Zusammensetzung des frisch gefällten Fichtenholzes (Splint).

Fällungszeit 1926—1927	Wasser %	Asche %	Protein %	Hexosane %	Xylan %	Methylpentosan %	Lignin %	Zellulose %	Fettstoffe usw. %	Harze u. Wachs %	Wasserlösl. Stoffe %	Humin III %	Humin IV %	Gesamtextrakt %	Reaktion pH
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
13. September	190.6	0.24	0.046	13.47	12.70	1.12	30.5	33.1	0.92	0.74	1.20	6.06	91.08	8.92	5.19
18. Oktober	186.3	0.25	0.053	15.91	10.58	1.18	29.2	32.4	0.96	0.96	1.08	5.99	91.01	8.99	5.43
15. November	174.1	0.27	0.070	14.04	14.90	1.78	29.4	34.6	0.98	0.79	1.22	6.29	90.72	9.28	5.27
13. Dezember	151.3	0.29	0.056	12.31	12.62	1.48	29.3	38.2	1.21	1.24	1.40	5.73	90 42	9.58	4 98
17. Januar	169.9	0.24	0.063	9.21	13.48	1.34	30.3	39.1	0.53	0.63	1.86	5.76	91.22	8 78	5.05
14. Februar	141.2	0.20	0.077	6.98	12.48	1.22	31.1	39.6	1.60	1.28	1.64	6.08	89.40	10.60	4 83
14. März	175.5	0.21	0.074	16.94	13.86	1.74	29.1	36.1	1.72	2.04	3.51	6.72	86.01	13.99	4.94
18. April	215.3	0.22	0.049	17.26	10.54	1.06	28.2	34.2	1.76	2.13	4.65	6.56	84.90	15.10	4.51
16. Mai	160 9	0.21	0.059	14.31	12.82	0.94	29.3	37.6	1.45	1.67	4.01	6.34	86.53	13.47	5.05
17. Juni	194.5	0.22	0.074	12.19	11.82	1.44	27.6	35.7	1.39	1.49	2.05	5.95	89.12	10.88	5.36
18. Juli	192.3	0.20	0.063	11 84	12.68	1.20	27.9	32.7	1.16	0.93	1.27	6.76	89.88	10.12	5.24
15. August	194.3	0.25	0.064	12.35	12.02	1.14	29 2	34.1	1.04	0.99	1.32	6.52	90.13	9.87	5.30

Tabelle 4. Chemische Zusammensetzung des frisch gefällten Tannenholzes (Kern).

Fällungszeit 1926—1927	Wasser %	Asche %	Protein %	Hexosane %	Xylan %	Methylpentosan %	Lignin %	Zellulose %	Fettstoffe usw. %	Harze u. Wachs %	Wasserlösl. Stoffe %	Humin III %	Humin IV %	Gesamtextrakt %	Reaktion pH
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
13. September	44.7	0.38	0.080	9.75	10.12	2.20	29.0	39.1	0.46	1.18	1.68	4.74	91.94	8.06	5.31
18. Oktober	45.9	0.35	0.074	7.72	8.74	1.34	29.1	40.0	0.55	0.92	1.76	4.87	91.90	8.10	5.39
15. November	46.6	0.32	0.084	5.46	12.02	1.90	29.5	40.3	0.65	1.25	1.10	4.56	92.44	7.56	5.44
13. Dezember	44.3	0.41	0.060	7.32	10.38	1.48	29.3	42.3	0.23	0.94	1.26	5.81	91.76	8.24	5.62
17. Januar	45.3	0.42	0.091	8.42	10.44	2.60	29.6	41.8	0.35	1.76	2.14	5.51	90.24	9.76	5.12
14. Februar	39.0	0.29	0.070	8.31	10.78	1.86	29.9	39.7	1.04	2.36	1.87	5.23	89.50	10.50	5.47
14. März	35.1	0.37	0.074	8.45	11.62	1.52	29.1	40.3	1.27	2.59	1.93	5.16	89.05	10.95	5.44
18. April	33.7	0.38	0.073	8.37	10.74	1.94	29.9	41.5	1.29	2.01	1.79	5.03	89.88	10.12	5.36
16. Mai	42.2	0.38	0.056	8.65	11.68	2.04	30.4	41.2	0.86	1.53	1.56	4.83	91.22	8.78	5.56
17. Juni	44.1	0.42	0.067	8.59	10.78	1.68	31.2	39.6	0.51	1.06	1.09	4.59	92.75	7.25	5.73
18. Juli	45.2	0.39	0.070	9.39	10.32	1.26	28.6	40.5	0.49	1.25	1.25	4.72	92.29	7.71	5.39
15. August	43.6	0.40	0.074	9.91	12.02	1.92	29.6	41.3	0.63	1.07	1.31	4.80	92.19	7.81	5.61

Tabelle 5. Chemische Zusammensetzung des frisch gefällten Tannenholzes (Splint).

Fällungszeit 1926—1927	Wasser %	Asche %	Protein %	Hexosane %	Xylan %	Methylpentosan %	Lignin %	Zellulose %	Fettstoffe usw. %	Harze u. Wachs %	Wasserlösl. Stoffe %	Humin III %	Humin IV %	Gesamtextrakt %	Reaktion pH
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
13. September	201.1	0.23	0.081	14.82	11.74	0.78	28.0	39.0	0.17	0.36	1.68	5.99	91.80	8.20	5.25
18. Oktober	193.6	0.24	0.080	13.97	12.68	2.28	27.6	39.0	0.25	0.17	1.60	5.83	92.15	7.85	5.37
15. November	191.0	0.26	0.077	15.52	13.90	2.10	27.2	38.4	0.28	0.29	1.64	5.81	91.98	8.02	5.27
13. Dezember	188.4	0.26	0.098	12.61	10.26	2.72	28.3	42.2	0.09	0.78	1.82	4.92	92.39	7.61	5.09
17. Januar	189.1	0.25	0.098	11.76	12.54	2.02	28.7	40.1	0.07	0.40	1.66	5.79	92.08	7.92	4.95
14. Februar	177.4	0.20	0.091	7.76	10.94	1.98	29.3	42.1	0.40	1.31	1.92	8.51	87.86	12.14	5.16
14. März	133.9	0.20	0.074	13.09	9.38	1.40	27.9	41.3	0.57	1.47	2.93	8.67	86.36	13.64	5.07
18. April	211.1	0.30	0.098	15.39	10.74	2.64	28.3	42.5	0.71	1.52	4.16	8.40	85.21	14.79	4.85
16. Mai	171.1	0.21	0.077	14.46	9.92	1.08	27.6	41.7	0.46	1.36	4.05	7.15	86.98	13.02	5.15
17. Juni	186.8	0.24	0.095	11.37	10.70	1.52	28.2	42.1	0.38	0.67	3.97	6.07	88.91	11.09	5.27
18. Juli	176 7	0.26	0.077	13.04	11.46	1.94	29.1	40.7	0.26	0.49	2.04	5.79	91.42	8.58	5.31
15. August	205.8	0.23	0.082	14.51	10.30	1.98	27.3	40.5	0.20	0.41	1.83	5.84	91.72	8.28	5.16

Diese Abweichungen mögen in verschiedenen Ursachen begründet sein. Einmal erscheinen die löslichen Zucker der Kolonne 5 erneut in der Kolonne 12 bei den wasserlöslichen Stoffen; sodann kehrt ein Teil der Hemizellulosen der Kolonnen 5—7 in der Kolonne 13 unter den Huminen zurück. Wenn trotzdem die Summe aller Bestandteile nicht stärker von 100% abweicht als oben angegeben (beim Fichtensplint sogar um einen kleinen Betrag unter 100% liegt), so muß der Grund wohl darin zu suchen sein, daß sich unsere Analysen nicht über alle Stoffe des Holzkörpers erstrecken. Eine hauptsächliche Fehlerquelle wird bei den Hemizellulosen und Zellulosen zu suchen sein, von welchen durch die hier verwendeten Verfahren doch wohl nur die beiden Extreme erfaßt werden, einerseits die sehr leicht hydrolysierbaren Hemizellulosen (die unter die Hexosane gerechnet wurden), andererseits die nicht hydrolysierbaren Orthozellulosen, die in Kolonne 9 als Reinzellulose aufgeführt sind. Dazwischen liegen offenbar noch eine Reihe von schwerer als unsere Hexosane und leichter als unsere Reinzellulose hydrolysierbaren zelluloseartigen Verbindungen, die sich den in dieser Arbeit verwendeten Methoden entzogen haben. — Hingegen darf angenommen werden, daß diejenigen Stoffe, die hier Berücksichtigung fanden, mit genügend großer Genauigkeit erfaßt wurden, um einen Vergleich von Stamm zu Stamm zu ermöglichen.

Zur Bestimmung des Wassergehaltes des frisch gefällten Holzes (Tabelle 2—5, Kolonne 2) wurde, abweichend von allen übrigen Bestimmungen, stets eine Substanzmenge, die etwa 20 g Trockensubstanz entsprach, verwendet, und zwar unter Anwendung aller Vorsichtsmaßnahmen, um einen Wasserverlust während des Aussägens bis zum Einfüllen in die Wägegläschen zu vermeiden. Nachdem Hartig (1882) gezeigt hatte, daß der Wassergehalt der Stämme gegen die Krone hin zunimmt, wurden die Proben stets genau in der Mitte des zweiten Stammabschnittes, also auf 6 m Höhe, vom Stock an gerechnet, genommen; dagegen konnte auf die frühere Exposition (ob Ost-, Süd-, West- oder Nordseite des Stammes) keine Rücksicht genommen werden, was beim Splint sicherlich zu erheblichen Materialfehlern geführt haben muß. Beim Kern wurden astfreie Partien in 3—10 cm Abstand vom Mark gewählt. Beim Splint wurde die ganze Breite vom Bast bis zum Kern gleichmäßig berücksichtigt. Dieser Wassergehalt umfaßt den ganzen Wasservorrat der betreffenden Stammpartien, sowohl das Imbibitionswasser als das primär freie Wasser.

Fig. 3. Wassergehalte der Fichtenstämme auf 6 m Höhe.

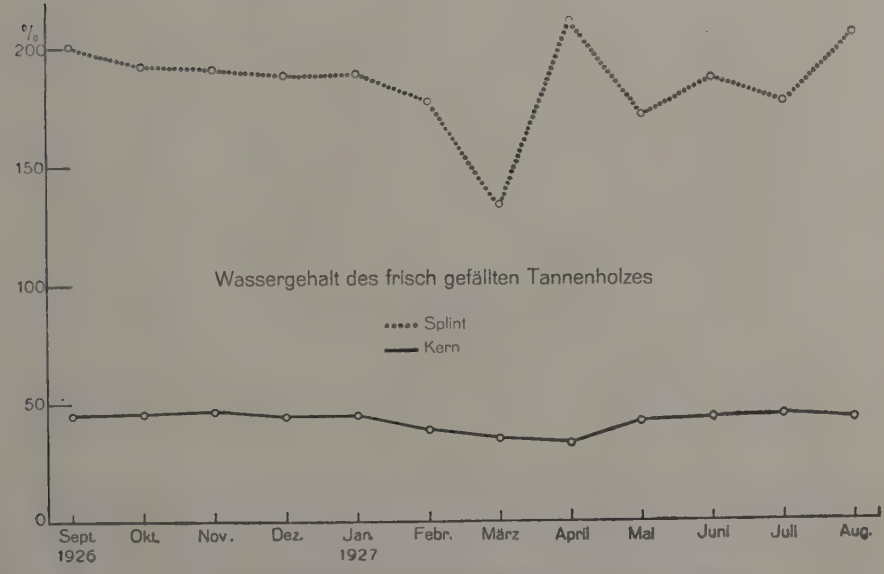


Fig. 4. Wassergehalte der Tannenstämme auf 6 m Höhe.

Die Ergebnisse sind für die Fichten- und die Tannenstämme ziemlich verschieden. Beim Fichtenkern ist der Wassergehalt (auf der Höhe von 6 m) das ganze Jahr konstant; sieht man vom Junistamm ab, der etwas morbid war und den Verdacht beginnender Stockfäule aufkommen ließ, so beträgt der minimale Wassergehalt während der 12 Monate 33,4%, der maximale Gehalt 34,9% und der Mittelwert $34{,}0 \pm 0{,}13$%, alles bezogen auf das absolute Trockengewicht. Eine jahreszeitliche Veränderung des Wassergehaltes des Fichtenkernes läßt sich also an unserem Material nicht erkennen.

Abweichend vom Kern sind beim Fichtensplint die individuellen Schwankungen von Stamm zu Stamm unverhältnismäßig groß (Fig. 3). Immerhin scheint es, daß die ausgesprochenen Wintermonate Dezember, Januar und Februar auf der Stammhöhe von 6 m einen niedrigeren Wassergehalt aufweisen als die übrigen 9 Monate; es beträgt nämlich der Mittelwert dieser drei Wintermonate $154{,}1 \pm 5{,}66$% gegenüber $187{,}1 \pm 5{,}18$% in den übrigen Monaten. Ob dem Aprilmaximum von 215,3% und der darauf folgenden Maisenkung von 160,9% irgendein charakteristischer Verlauf des Wassergehaltes zugrunde liegt, müßte erst an Hand einer größeren Zahl von Stämmen überprüft werden.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den Befunden von Hartig (1882), den einzigen, die als Vergleichsmaterial dienen können, so muß auffallen, daß bei unseren Zofinger Fichten der jährliche Gang des Wassergehaltes ein ganz anderer ist als bei Hartigs Münchener Material. Sehen wir vom Splint ab, für den bei Hartig auf der Höhe von 5,5 m nur drei Bestimmungen vorliegen (Januar, März und Oktober), und beschränken wir uns auf das Reifholz (in der Hartigschen Bezeichnung Mittelstück + Kern), und rechnen wir überdies die Hartigschen Zahlen auf das absolute Trockengewicht um, so erhalten wir für den Januar 97,5%, für den März 106,8%, für den Mai 181,5%, für den Juli 197,7% und für den Oktober 45,6%. Die absoluten Beträge der Wassergehalte sind also beim Hartigschen Material bis beinahe 6mal so groß wie bei unseren Zofinger Fichten, und sie zeigen überdies eine ausgesprochene jahreszeitliche Schwankung, so ein Maximum im Juli und ein Minimum im Oktober. Es wird die Aufgabe besonderer Studien sein müssen, diese Abweichungen aufzuklären. Ein Hauptgrund wird jedenfalls darin liegen, daß Hartig sehr junge Bäume (25—35 Jahre) verwendete, in welchen offenbar das Leben im Reifholz noch lebhaft pulsiert, währenddem unsere Zofinger Exemplare schon die volle Lebensreife erreicht haben. So gibt auch Burger (1925) den Wassergehalt des Fichtenkernes bei einem 30jährigen Baum zu 22 Volum-% an, bei einem

50jährigen Baum zu 20 % und bei einem 115jährigen Exemplar zu 15% oder, bezogen auf das absolute Trockengewicht, zu 70 bzw. 55 bzw. 35%. Der Wassergehalt seines 115jährigen Stammes deckt sich also auffallend gut mit demjenigen unserer 120—130jährigen Exemplare. Immerhin kann man sich selbst bei Berücksichtigung der zwischen dem Hartigschen und unserem Material bestehenden Altersunterschiede des Eindruckes nicht erwehren, daß hier noch andere, waldbauliche oder klimatische Momente eine Rolle spielen müssen.

Abweichend von der Fichte geht der Wassergehalt der Tanne vollständig seinen eigenen Gang. Zwar scheint er beim Tannenkern während des größten Teiles des Jahres konstant zu sein (43—46%); er beträgt nämlich im Mittel der Monate Juni—Januar 45,0 ± 1,1 % und ist demnach um rund 32% größer als beim Kern der 12 Fichten, die auf der gleichen Unterlage und unter den gleichen waldbaulichen Verhältnissen gewachsen sind. Vom Januar weg vollzieht sich dagegen auf der Stammhöhe von 6 m eine allmähliche Abnahme des Wassergehaltes bis zum April-Minimum von 33,7 %. Hierauf steigt er rasch an und erreicht im Juni seinen normalen Stand.

Beim Splint sind die Verhältnisse wegen der größeren individuellen Schwankungen etwas weniger durchsichtig (Fig. 4). Auf ein April-Maximum von 211 % (ähnlich wie beim Fichtensplint) folgen drei trockene Frühsommer-Monate mit Gehalten von 171—186 %. Hierauf steigt der Wassergehalt unvermittelt auf ein August-September-Maximum von über 200 % und sinkt dann allmählich ab zu einem Minimum im März mit 133,9 %.

Leider sind an Tannen noch keine derartigen Wassergehaltsbestimmungen ausgeführt worden, so daß sich unser Interpretationsversuch ausschließlich auf unser Zofinger Material stützen muß. Man darf sich wahrscheinlich, wie bei den Fichten, vorstellen, daß Bäume mit Brusthöhedurchmessern von über einem halben Meter ein so großes Wasserreservoir darstellen, daß die normalen jahreszeitlichen Niederschlags- und Temperaturunterschiede keinen spürbaren Einfluß mehr auszuüben vermögen. Daher die Konstanz des Wassergehaltes im Kern vom Juni bis in den Januar hinein, und daher vielleicht auch die Unterschiede zwischen den Hartigschen und unseren Gehaltszahlen beim Fichtenkern. Mit dem Einsetzen der kalten Witterung folgt nun offenbar eine Periode, in welcher die Wasseraufnahme nur noch in beschränktem Maße möglich ist, währenddem die Atmung und die Verdunstung weitergehen und in welcher daher, von der Krone gegen den Stock hin schreitend, das überschüssige Wasser allmählich abgegeben wird. Diese Abgabe scheint auf 6 m Höhe erst im April beendet zu

sein; auf größeren Stammhöhen wird dagegen dieses Minimum, wie beiläufige Beobachtungen zeigten, schon während der Wintermonate (im Bereich der Krone sogar schon im Dezember) erreicht. Es scheint kein Zufall zu sein, daß dieses Minimum von 33,7% innerhalb des Schwankungsbereiches des Wassergehaltes des Fichtenkernes (34,4 ± 0,13%) liegt, sondern es scheint dieser Betrag von rund 34% derjenige Wassergehalt zu sein, den das Reifholz bei minimaler physiologischer Beanspruchung notwendigerweise zum Leben braucht.

Das deutliche Sinken der Wassergehaltskurve des Tannensplintes vom Januar zum März läßt vermuten, daß auch der Splint von dieser Wasserabgabe in Mitleidenschaft gezogen wird. Immerhin ist der Splint auf 6 m Höhe schon vor Mitte April zu neuem Leben erwacht und hat das ihm entzogene Wasser ersetzt, währenddem der Kern noch Mitte April auf seinem Wasserminimum verharrt. Es ist daher interessant, daß, wie aus Fig. 9 hervorgeht, die übrigen frühjahrlichen Stoffwechselveränderungen (Zunahme des Extraktgehaltes) im Tannenkern schon Mitte Februar beginnen, also zu einer Zeit, da der Kern seine Wasservorräte in steigendem Maße abgibt. Dieser Wasserentzug vermag demnach die Lebensbetätigung des Kernes nicht zu hemmen: die Wanderung des Wassers und die Mobilisierung der Reservestoffe scheinen zwei voneinander unabhängige Vorgänge zu sein.

Fragt man sich, was die Ursache dieser besonderen Wasserabgabe bei der Tanne (dagegen nicht bei der Fichte) sein mag, so bleiben uns die Physiologen die Antwort schuldig. Nach den von Höhnelschen Versuchen (zit. nach Münch, 1927) verdunsten junge Fichten während dreier Vegetationsperioden auf 100 g Blattsubstanz 13,5 kg Wasser, junge Tannen dagegen nur 7,2 kg; demnach müßte sich der Verlauf des Wassergehaltes im Stamm gerade umgekehrt gestalten. Vielleicht mag der Grund dieser Widersprüche in einem unterschiedlichen Verhalten der beiden Holzarten während der „Winterruhe" liegen, indem möglicherweise die Fichte als Baum der Mittelgebirge in ihrem Laubwerk eine ausgesprochenere Winterruhe aufweist als die in tieferen Lagen heimische Tanne.

Fernerhin darf man sich kaum vorstellen, daß die Wasserabwanderung aus dem Innern der Tannenstämme ausschließlich in passiver Weise als rein physikalische Folge des nach der Krone hin bestehenden Druckgefälles vor sich gehe: sondern diese Wasserabgabe ist doch wohl als eine aktive Lebensäußerung zu deuten. In diesem Falle müssen wir annehmen, daß die Stämme während des Winters nicht in einer Kältestarre verharren, sondern in beschränktem Maße den Lebensrhythmus weiterführen.

In dritter Linie ist darauf hinzuweisen, daß diese Wasserabwanderung aus dem Innern der Tannenstämme auch eine teleologische Bedeutung haben mag. Wenn nämlich, wie soeben angenommen wurde, ein Wassergehalt von 33—34% den für die Lebensbetätigung minimalen Wassergehalt darstellt, dann besitzen die Tannen in ihrem Kern im Sommer einen Wasserüberschuß von rund einem Drittel (44% statt 34%). Würden sie mit diesem Wasserüberschuß in die Frostperiode der Monate Januar bis März eintreten, so würden sie zweifelsohne durch den Eisdruck zersprengt; es ist daher nicht ausgeschlossen, daß der Wasserabwanderung auch in dieser Beziehung eine tiefere Bedeutung zukommt. Jedenfalls leiden unter den klimatischen Verhältnissen des schweizerischen Mittellandes die Tannen stärker unter Frostrissen als die Fichten, und es wird in Forstkreisen behauptet, daß bei früh (d. h. vor Neujahr) eintretenden Frösten die Tannen schon bei Temperaturen zersprengt werden, bei welchen die Fichten noch nicht leiden. Möglicherweise beruht diese Erscheinung darauf, daß sie in den Monaten November und Dezember das überschüssige Kernwasser noch nicht in genügendem Maße wegverdunstet haben. —

Der Aschengehalt (Tabelle 2—5, Kolonne 3) schwankt sowohl bei den 12 Fichten als bei den 12 Tannen sehr wenig; es läßt dies darauf schließen, daß wirklich, wie bei der Auswahl der Stämme vorausgesetzt wurde, jeweils alle 12 Individuen sehr gleichmäßig ernährt worden sind. Beim Fichtenkern beträgt der totale Aschengehalt im Mittel $0{,}23 \pm 0{,}003\,\%$, beim Fichtensplint $0{,}23 \pm 0{,}008\,\%$, beim Tannenkern $0{,}38 \pm 0{,}011\,\%$ und beim Tannensplint $0{,}24 \pm 0{,}008\,\%$.

Fichtenkern und Fichtensplint besitzen also einen gleichgroßen Aschengehalt; dagegen ist der Aschengehalt des Tannenkernes durchschnittlich um 58% höher als derjenige des Tannensplintes. Diese Erscheinung hängt vielleicht mit der auf S. 355 beschriebenen Bewegung des Wassers im Innern des Kernes zusammen. Jedenfalls muß auffallen, daß der Fichtenkern, der jahraus jahrein die gleiche Feuchtigkeit besitzt, auch in seinem Aschengehalt vom Splint nicht abweicht, währenddem der Tannenkern durch eine nachträgliche Mineralisierung oder Inkrustierung eine Erhöhung seines Aschengehaltes um 58% erfährt.

Eine jahreszeitliche Schwankung des Gesamtaschengehaltes läßt sich an den analysierten Exemplaren nicht erkennen. Es scheint also, daß bei 120—130jährigen Tannen und Fichten auf 4—8 m Höhe der Aschengehalt der Stämme jahraus jahrein konstant ist.

Da durch verschiedene Autoren, insbesondere durch Rippel (1921,

1923) eine Mobilisation und eine teilweise Abwanderung einzelner Mineralstoffe beim frühjahrlichen Austreiben der Laubhölzer nachgewiesen worden ist, schien es von Interesse zu sein, diese Verhältnisse auch für Nadelhölzer, bei welchen ja das frühjahrliche Austreiben geringere Substanzmengen beansprucht, nachzuprüfen.

Zu diesem Zwecke wurden je 50 g Substanz in einer Platinschale verascht. Die Asche wurde mit Wasser und verdünnter Salzsäure in ein Meßkölbchen von 500 ccm Inhalt gespült und nach zirka halbstündigem Kochen und nachherigem Erkaltenlassen bis zur Marke aufgefüllt. 50 ccm Aschenlösung entsprachen demnach 5,0 g Analysensubstanz. Der Wassergehalt dieser Analysensubstanz war durch 3stündiges Trocknen bei 105° von rund 3 g feingemahlener Substanz bestimmt worden. — Für die Ausführung dieser Untersuchungen möchte ich auch hier Herrn Dr. J. A. Bachmann meinen Dank sagen.

Zur Bestimmung von CaO und MgO wurden 100 ccm der salzsauren Aschenlösung im Becherglas etwas eingeengt, mit Natriumkarbonat bis zur eben bestehenbleibenden Opaleszenz versetzt und mit verdünnter Salzsäure wieder schwach angesäuert. Hierauf wurden Eisen und Tonerde mit Natriumazetat im Überschuß unter Zusatz von Eisenchlorid ausgefällt. Nach kurzem Aufkochen wurde, nachdem sich der Niederschlag etwas abgesetzt hatte, noch warm filtriert.

Nun wurde nach Versetzen mit ca. 10 ccm Ammonchlorid aus dem kochendheißen Filtrat der Kalk als Oxalat mit kochendem Ammonoxalat im kleinen Überschuß ausgefällt. Nach ca. 2stündigem Digerieren auf dem Wasserbad wurden die Lösungen mit dem Kalziumoxalatniederschlage über Nacht stehen gelassen. Dann wurde von diesem abfiltriert, und die Filter mit dem Niederschlag wurden mit heißem Wasser bis zum Verschwinden der Chlorreaktion ausgewaschen. Vom durchstoßenen Filter wurde hierauf die Kalziumoxalatfällung mit heißer verdünnter Schwefelsäure gelöst und ins alte Becherglas zurückgespült. Die freigesetzte Oxalsäure wurde sodann mit $^1/_{10}$ normaler Kaliumpermanganatlösung in der Siedehitze titriert, worauf sich das Kalziumoxyd berechnen ließ (1 ccm verbrauchter, $^1/_{10}$ normaler Kaliumpermanganatlösung entspricht 0,0028 g Kalziumoxyd). —

Das (saure) Filtrat vom Kalziumoxalatniederschlage wurde hernach zwecks Bestimmung des MgO mit ca. 5 ccm Ammonphosphat versetzt, zum Kochen erhitzt und nach Phenolphthaleinzusatz bis zur schwachen Rötung mit $2^1/_2$%igem Ammoniak versetzt. Nach dem Erkaltenlassen wurde nochmals $^1/_5$ Volumen konzentrierter Ammoniak zugegeben; nach mindestens 12stündigem Stehenlassen wurde vom entstandenen Mag-

nesiumammoniumphosphatniederschlage abfiltriert. Nach sehr gründlichem Dekantieren und Auswaschen mit $2^1/_2\%$igem Ammoniak (4 bis 5mal) wurde der Niederschlag durch zweimaliges Auffüllen des Filters mit heißer verdünnter Salpetersäure aufgelöst und mit heißem Wasser nochmals vollständig ins Becherglas zurückgespült. Dann wurde zur Trockne verdampft und nach Zusatz von 100 ccm Ammoniumnitrat-Salpetersäure die an Magnesia gebundene Phosphorsäure durch Titration mit Molybdänlösung nach Grete (1909) bestimmt. 1 ccm verbrauchte ammoniakalische Molybdänlösung entspricht 0,0014 g MgO. —

Zur Bestimmung der Phosphorsäure wurde von je 50 ccm Aschenlösung nach dem Abdampfen der Salzsäure der Rückstand in verdünnter Salpetersäure aufgenommen und die Phosphorsäure mit Ammonmolybdänlösung nach Wagner gefällt. Nach mehrstündigem Stehenlassen (über Nacht) schieden sich nur geringe Mengen Ammonphosphormolybdän aus. Wir vereinigten daher jeweils die beiden Parallelanalysen zu einer einzigen, um besser meßbare Resultate zu erhalten. Der gelbe Ammonphosphormolybdän wurde hernach auf ein Filter gebracht und nach mehrmaligem Auswaschen mit Ammonnitrat-Salpetersäure mit $2^1/_2\%$igem Ammoniak gelöst. Die Lösung wurde dann mit so viel Salzsäure versetzt (neutralisiert), daß der entstandene Niederschlag beim Aufkochen allmählich wieder verschwand. Dann wurde ca. 1 ccm Magnesiamixtur nach B. Schmitz (1912, 1913) zugefügt, aufgekocht und nach Zusatz von einigen Tropfen Phenolphthalein unter Umrühren $2^1/_2\%$iges Ammoniak bis zur schwachen Rötung zugegeben. Nach dem Erkalten wurde nochmals ca. $^1/_5$ Volumen konzentriertes Ammoniak zugefügt. Hernach wurde über Nacht stehen gelassen. Vom entstandenen Niederschlage wurde filtriert. Der Filterinhalt wurde nach gründlichem Auswaschen mit $2^1/_2\%$igem Ammoniak mit heißer verdünnter Salpetersäure gelöst, zur Trockne eingedampft, und nach Zufügen von 100 ccm Ammonnitrat-Salpetersäure wurde die Phosphorsäure nach Grete durch Titration mit ammoniakalischer Molybdänlösung bestimmt. 1 ccm verbrauchte Ammonmolybdänlösung entspricht 0,0025 g P_2O_5. —

Zur Bestimmung des Kalis wurden 100 ccm Aschenlösung im Becherglas zur Trockne verdampft und der Rückstand mit heißem Wasser und Alkohol aufgenommen und in ein 100 ccm Meßkölbchen abgespült. Dann wurde mit NH_3 alkalisch gemacht und mit Ammoniumkarbonat Kalk und die Hauptmenge der Phosphorsäure gefällt, zur Marke aufgefüllt und nach dem Absetzen des Niederschlages 50 ccm in eine Platinschale abgemessen und zur Trockne verdampft. Nun wurde mit Schwefelsäure abgeraucht und geglüht und dann mit heißem Wasser

und verdünnter Salzsäure in ein Becherglas gespült, wieder zur Trockne verdampft, mit wenig Salzsäure befeuchtet, Kalium usw. mit Platinchlorwasserstoffsäure gefällt und nochmals zur Trockne verdampft. Nun wurde der Niederschlag (außer dem Kaliumchloroplatinat) durch Zugabe von 90% Alkohol gelöst und nach mehrstündigem Stehenlassen abfiltriert. Der Kaliumchloroplatinatniederschlag wurde viermal mit 80% Alkohol gewaschen und dann in einen Erlenmeyerkolben übergespült und mit Alkohol unter Zusatz von Na_2SO_4 reduziert. Das Natriumbisulfat wurde mit eingestellter NaOH unter Verwendung von Methylorange als Indikator titriert und daraus K_2O berechnet.

Die Vorbereitung für die Na_2O-Bestimmung war dieselbe wie zur K_2O-Bestimmung. Nach dem Abrauchen mit Schwefelsäure wurde mit heißem Wasser aufgenommen und das Mg mit überschüssigem Bariumhydrat ausgefällt, während gleichzeitig die Sulfat-Schwefelsäure als unlösliches Bariumsulfat mitging. Nach 5—6stündigem Erwärmen auf dem Wasserbade verwandelte sich das überschüssige Bariumhydrat in unlösliches Karbonat, so daß beim Filtrieren $Mg(OH)_2$, $BaSO_4$ und $BaCO_3$ unlöslich zurückbleiben und die beiden Alkalien als Karbonate durchgehen. Das Filtrat mit den beiden Alkalien wird in einer Platinschale zur Trockne verdampft, mit Schwefelsäure abgeraucht und zuletzt vor dem Gebläse einige Minuten bis zum ruhigem Schmelzen geglüht. Nach dem Glühen wird durch Wägen der Schale die Summe von Kalium- und Natriumsulfat bestimmt und hernach K_2O, wie oben beschrieben, festgestellt. Na_2O berechnet sich aus der Summe der Sulfate durch Abzug des auf Kaliumsulfat umgerechneten K_2O und durch Umrechnung des Natriumsulfates auf Na_2O. —

Zur Ermittlung des Gehaltes der Aschen an SO_3 und Cl veraschten wir 30 g Substanz in Platinschalen unter Zusatz von so viel Sodalösung (ca. 4%), daß das Material eben gleichmäßig durchfeuchtet war. Die Asche wurde mit verdünnter Salpetersäure und heißem Wasser in 300 ccm Meßkolben gespült und nach zirka halbstündigem Aufkochen erkalten gelassen und zur Marke aufgefüllt. 50 ccm Aschenlösung entsprachen demnach 5 g Analysensubstanz.

Zur Bestimmung des SO_3-Gehaltes wurden 50 ccm Aschenlösung zur Trockne verdampft, mit 100 ccm heißem Wasser aufgenommen, je mit 1—2 ccm konzentrierter Salzsäure angesäuert und durch tropfenweises Zufügen heißer $BaCl_2$-Lösung zur heißen Lösung die Schwefelsäure als Bariumsulfat gefällt. Dieses wurde abfiltriert, gründlich mit heißem Wasser gewaschen und dann im Platintigel geglüht und gewogen. Umrechnungsfaktor von Bariumsulfat auf SO_3=0,04297.

Die Chlorbestimmung wurde nach Volhard ausgeführt unter Verwendung von $^1/_{20}$ normalen Reagentien. Zu 50 ccm Aschenlösung wurden 10 ccm n/20 Silbernitratlösung zugegeben und gerade bis zum Kochen erwärmt und danach das überschüssige $AgNO_3$ mit n/20 Kaliumrhodamidlösung zurücktitriert mit Eisenammonsulfat in salpetersaurer Lösung als Indikator. 1 cm n/20 $AgNO_3$ entspricht 0,00177 g Cl. —

Zur Bestimmung des Gehaltes an Kieselsäure wurden je 50 g Substanz verascht, die sauren Aschenlösungen mehrere Male bis zur Staubtrockne eingedampft, dann mit Salzsäure und heißem Wasser aufgenommen und filtriert. Die Filtrate wurden wieder einige Male scharf getrocknet, mit Salzsäure aufgenommen und nochmals filtriert. —

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in den Tabellen 6—9 zusammengestellt.

Tabelle 6. Mineralstoffgehalte des frisch gefällten Fichtenholzes (Kern) in Prozenten der Holztrockensubstanz.

Fällungszeit 1926—1927	CaO	MgO	P_2O_5	K_2O	Cl	SO_3
1	2	3	4	5	6	7
13. September . .	0.145	0.043	↑	0.030	0.002	0.026
18. Oktober . . .	0.145	0.050		0.033	0.001	0.027
15. November . .	0.159	0.056		0.044	0.001	0.030
13. Dezember . .	0.152	0.054		0.028	0.002	0.028
17. Januar	0.128	0.043		0.044	0.002	0.030
14. Februar . . .	0.139	0.050		0.044	0.002	0.023
14. März	0.124	0.053		0.026	0.001	0.017
18. April	0.142	0.056		0.022	0.003	0.023
16. Mai	0.136	0.048		0.025	0.001	0.028
17. Juni	0.141	0.042		0.021	0.002	0.021
18. Juli	0.137	0.048		0.028	0.003	0.028
15. August	0.140	0 050	↓	0.026	0.002	0.027

← unwägbare Spuren →

Tabelle 7. Mineralstoffgehalte des frisch gefällten Fichtenholzes (Splint) in Prozenten der Holztrockensubstanz.

Fällungszeit 1926—1927	CaO	MgO	P_2O_5	K_2O	Cl	SO_3
1	2	3	4	5	6	7
13. September . .	0.121	0.037	unwägbar	0.028	0.001	0.044
18. Oktober . . .	0.120	0 026	unwägbar	0.049	0.001	0.038
15. November . .	0.140	0.026	0.008	0.044	0.002	0.068
13. Dezember . .	0.113	0.037	unwägbar	0.033	0.001	0.064
17. Januar	0.117	0.047	Spur	0.044	0.001	0 033
14. Februar . . .	0.128	0.031	0.001	0.049	0.002	0.044
14. März	0.124	0.046	0.010	0.027	0.001	0.049
18. April	0.123	0.044	0.001	0.038	0.001	0.042
16. Mai	0.140	0.048	0.015	0.026	0.002	0.053
17. Juni	0.114	0.050	0.010	0.049	0.001	0.057
18. Juli	0.133	0.034	unwägbar	0.027	0.001	0.064
15. August	0.119	0.033	unwägbar	0.028	0.002	0.038

Tabelle 8. Mineralstoffgehalte des frisch gefällten Tannenholzes (Kern) in Prozenten der Holztrockensubstanz.

Fällungszeit 1926–1927	CaO	MgO	P_2O_5	K_2O	Cl	SO_3
1	2	3	4	5	6	7
13. September	0.171	0.035	0.099	0.067	0.006	unmeßbare Spuren
18. Oktober	0.086	0.042	0.003	0.110	0.010	
15. November	0.086	0.041	Spuren	0.067	0.006	
13. Dezember	0.096	0.042	Spuren	0.104	0.006	
17. Januar	0.089	0.035	Spuren	0.156	0.005	
14. Februar	0.113	0.030	Spuren	0.056	0.004	
14. März	0.086	0.037	Spuren	0.110	0.006	
18. April	0.122	0.053	0.080	0.143	0.006	
16. Mai	0.117	0.042	Spuren	0.142	0.008	
17. Juni	0.121	0.037	Spuren	0.132	0.004	
18. Juli	0.117	0.050	Spuren	0.133	0.008	
15. August	0.113	0.054	Spuren	0.132	0.008	

Tabelle 9. Mineralstoffgehalte des frisch gefällten Tannenholzes (Splint) in Prozenten der Holztrockensubstanz.

Fällungszeit 1926–1927	CaO	MgO	P_2O_5	K_2O	Cl	SO_3
1	2	3	4	5	6	7
13. September	0.109	0.028	0.028	0.061	0.006	unmeßbare Spuren
18. Oktober	0.144	0.026	0.017	0.033	0.004	
15. November	0.101	0.030	0.016	0.039	0.004	
13. Dezember	0.113	0.029	0.027	0.050	0.006	
17. Januar	0.105	0.025	0.022	0.048	0.004	
14. Februar	0.105	0.030	0.027	0.028	0.004	
14. März	0.136	0.030	0.019	0.029	0.004	
18. April	0.118	0.032	0.011	0.067	0.008	
16. Mai	0.125	0.024	0.033	0.044	0.008	
17. Juni	0.103	0.029	0.028	0.050	0.014	
18. Juli	0.104	0.027	0.027	0.030	0.008	
15. August	0.098	0.031	0.024	0.078	0.003	

Was zunächst die chemische Zusammensetzung der Asche bei Fichtenkern und -Splint und bei Tannenkern und -Splint betrifft, so stimmen bei der Fichte der Kern und der Splint in ihren einzelnen Aschenbestandteilen (wie dies auch schon bei der Gesamtasche der Fall war) miteinander weitgehend überein. Der Kern besitzt einen etwas größeren Kalkgehalt ($0{,}141 \pm 0{,}003\%$ gegen $0{,}124 \pm 0{,}002\%$), einen etwas geringeren Phosphorsäuregehalt und einen erheblich geringeren Schwefelsäuregehalt ($0{,}026 \pm 0{,}001\%$ gegen $0{,}049 \pm 0{,}003\%$) und wahrscheinlich einen geringeren Natrongehalt (eine Stichprobe bei Februarfällung ergab 0,033% für den Kern gegen 0,065% für den Splint), dagegen den gleichen Magnesiagehalt ($0{,}048 \pm 0{,}001\%$ gegen $0{,}038 \pm 0{,}002\%$),

edn gleichen Kaligehalt ($0{,}031 \pm 0{,}002\%$ gegen $0{,}037 \pm 0{,}003\%$), den gleichen Kieselsäuregehalt (die obengenannte Stichprobe ergab für beide Proben 0,007%) und den gleichen Chlorgehalt ($0{,}002 \pm 0{,}000\%$ gegen $0{,}001 \pm 0{,}000\%$). Eine Erklärung, warum bei unseren Fichten der Kern saurer reagiert als der Splint (Tabellen 2 und 3, Kolonne 16), läßt sich also an Hand der Aschenanalysen nicht gewinnen.

Bei den Tannen haben wir (wie dies schon bei der Gesamtasche der Fall war) zwischen Kern und Splint auch bezüglich der einzelnen Aschenbestandteile deutliche Unterschiede. In gleichem Maße vorhanden sind im Kern und im Splint der Kalk ($0{,}110 \pm 0{,}007\%$ gegen $0{,}113 \pm 0{,}004\%$), die Kieselsäure (je eine Stichprobe ergab in Kern und Splint 0,016%), die Phosphorsäure (im Kern sehr schwankend gegen 0,023 $\pm 0{,}001\%$ im Splint), das Chlor (bei Kern und Splint $0{,}006 \pm 0{,}0005$) und die Schwefelsäure (bei Kern und Splint unwägbare Spuren). Dagegen besitzt der Kern mehr Magnesia ($0{,}041 \pm 0{,}002\%$ gegen 0,028 $\pm 0{,}0003\%$), mehr Kali ($0{,}113 \pm 0{,}010\%$ gegen $0{,}042 \pm 0{,}005\%$) und wahrscheinlich weniger Natron (eine Stichprobe bei Februarfällung ergab 0,017% für den Kern und 0,035% für den Splint).

Der um die Hälfte größere Aschengehalt des Tannenkernes gegenüber dem Tannensplint beruht also nicht, wie man a priori hätte vermuten können, auf einer nachträglichen Zunahme des Kalkgehaltes im Tannenkerne, sondern auf einer Zunahme des Magnesiagehaltes (absolute Zunahme 0,013%, relative Zunahme 46%) und ganz besonders des Kaligehaltes (absolute Zunahme 0,071%, relative Zunahme 169%). Die absolute Zunahme des mittleren Aschengehaltes des Tannenkernes gegenüber dem Tannensplint (0,14%) wird also, falls man von allen Methodenfehlern, die ja gerade bei der Kalibestimmung nicht klein sind, absehen wollte, durch die absolute Zunahme des Magnesia- und Kaligehaltes (0,084%) zu zwei Dritteln gedeckt. — Es ist wahrscheinlich, daß auch die stärker alkalische Reaktion des Tannenkernes gegenüber dem Tannensplint (Tabellen 4 und 5, Kolonne 16) durch diese Zunahme der Magnesia und des Kalis ihre Erklärung findet.

Diese Bestimmungen geben, da ja die Tannen und die Fichten neben- und durcheinander unter den gleichen Bedingungen und auf dem gleichen Untergrund gewachsen sind, auch einige Anhaltspunkte über den Chemismus der Nährstoffaufnahme bei den Tannen und den Fichten. Bezüglich des Kalkgehaltes, des Magnesiagehaltes (abgesehen vom Tannensplint) und des Chlorgehaltes stimmen die vier Aschen miteinander hinlänglich überein. Auch bezüglich des Phosphorsäuregehaltes

lassen sich ohne mikrochemische Methoden keine sicheren Unterschiede feststellen, wenngleich es scheint, daß die Tannenasche reicher an Phosphorsäure ist als die Asche von unter gleichen Bedingungen gewachsenen Fichten. Dagegen scheinen bezüglich des Kali- und des SO_3-Gehaltes deutliche Unterschiede zu bestehen. So weist der Tannenkern mit 0,113% Kali dreimal so viel Kali auf wie der Fichtenkern. Ferner lassen sich die Aschen von Fichtenkern und Fichtensplint analytisch durch ihren hohen SO_3-Gehalt von den entsprechenden Tannenaschen unterscheiden. Vergleicht man diese Erfahrungen mit den zahllosen Einzelangaben der Literatur, so kann man sich dem Eindrucke nicht verschließen, daß auf diesem Gebiete durch systematische Arbeit noch eine Reihe von wichtigen waldbaulichen Fragen vertieft werden können. —

Was nun endlich die unterschiedliche chemische Zusammensetzung der Asche in den verschiedenen Jahreszeiten betrifft, so lassen unsere Analysen weder für den Fichtenkern noch für den Fichtensplint und weder für den Tannenkern noch für den Tannensplint irgendwelche periodischen Schwankungen erkennen. Nicht nur der Gesamtaschengehalt (Tabellen 2—5, Kolonne 3) ist also jahraus jahrein konstant, sondern auch der Gehalt der Asche an den einzelnen Bestandteilen (Tabellen 6—9). Es ist demnach nicht zulässig, die Schwankungen im Kali-, Phosphorsäure-, Magnesiagehalt usw., die man zuweilen bei der Analyse von Zweigen wahrgenommen hat, auf die Stämme zu übertragen. Falls überhaupt bei 120jährigen Stämmen (vielleicht mit Ausnahme der Kronenpartien) noch jahreszeitliche Mineralstoffmobilisierungen und Mineralstoffwanderungen stattfinden, so sind sie jedenfalls so gering, daß sie weit innerhalb der von Stamm zu Stamm bestehenden individuellen Gehaltsschwankungen liegen. —

Der Proteingehalt (Gesamtstickstoff mal 6,25, Tabellen 2—5, Kolonne 4) wurde in je 5 g Trockensubstanz nach Kjeldahl bestimmt; eine Ausscheidung nach organischem Stickstoff und nach Nitraten erfolgte also nicht. Für die Ausführung der sehr empfindlichen Analysen möchte ich auch hier Herrn J. Woyczinski, Chemiker bei der schweizerischen landwirtschaftlichen Versuchsanstalt Oerlikon-Zürich, danken.

Abweichend vom Aschengehalt sind die individuellen Schwankungen des Proteingehaltes von Baum zu Baum verhältnismäßig groß; der mittlere Fehler der zwölf zusammengehörenden Bestimmungspaare beträgt etwa 4% des stellvertretenden Wertes. Der Proteingehalt des Splintes ist sowohl bei der Fichte als bei der Tanne um rund 17% höher als derjenige des Kernes; ob darin eine tiefere Gesetzmäßigkeit liegt, müßte

erst durch Untersuchungen auf breiter Basis festgestellt werden. Im übrigen ist der Proteingehalt bei den zwölf Tannen durchschnittlich um 37—38% höher als bei den unter den gleichen Bedingungen gewachsenen zwölf Fichten; er beträgt nämlich beim Fichtenkern $0{,}053 \pm 0{,}002$%, beim Fichtensplint $0{,}062 \pm 0{,}003$%, beim Tannenkern $0{,}073 \pm 0{,}003$% und beim Tannensplint $0{,}086 \pm 0{,}003$%. Auch hier wird es besonderer Untersuchungen bedürfen, um die Frage abzuklären, ob dieser Beobachtung eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt.

Eine jahreszeitliche Schwankung des Proteingehaltes läßt sich an den analysierten Exemplaren nicht erkennen.

Die Hemizellulosen wurden als Hexosane, Xylan und Methylpentosan bestimmt. Dabei werden unter Hexosanen die leichter als Zellulose hydrolisierbaren Polysaccharide verstanden, welche bei ihrer Aufspaltung nicht in Pentosen zerfallen und daher mit der Furfurolmethode nicht erfaßbar sind; insbesondere ist in ihnen die Stärke rechnerisch enthalten, die wegen der Diastaselöslichkeit mancher Hemizellulosen als solche im Holz nicht befriedigend ermittelt werden kann.

Zur Bestimmung der Hexosane wurden nach König und Becker (1919) je 5 g Trockensubstanz mit 200 ccm 0,4%iger Schwefelsäure 4 Stunden lang bei einem Überdruck von 3 Atmosphären gedämpft; unter diesen Bedingungen dürften die Hemizullulosen ziemlich vollständig hydrolysiert sein, ohne daß die Orthozellulose nennenswert angegriffen ist. Hierauf wird abfiltriert; das Filtrat wird mit Kalziumkarbonat neutralisiert, mit dem Waschwasser auf ein geringeres Volumen eingedampft und auf 200 ccm aufgefüllt. Der durch das Volumen des gebildeten Kalziumsulfates und der geringen Menge überschüssigen Kalziumkarbonates entstehende Fehler wird als unwesentlich vernachlässigt. In 100 ccm wird durch Vergären unter Zusatz von 10 ccm Raulinscher Nährlösung aus dem Kohlensäureverlust der gärfähige Zucker ermittelt. Die Vergärung wurde mit reiner Bierhefe im Thermostaten bei 30° vorgenommen; sie war, wie jeweils Kontrollen mit Meißlscher Zuckerlösung zeigten, durchweg nach 4—5 Tagen beendet. Der Gehalt an gärfähigem Zucker wird durch Multiplikation mit 0,9 summarisch auf Hexosane zurückgeführt.

Die Pentosen wurden als Xylan (Holzgummi) in Rechnung gestellt, die Methylpentosen als Methylpentosan. Die Bestimmung der Gesamtpentosen erfolgte unter Benützung der Kröberschen Tabelle nach der Tollensschen Methode durch Destillation mit Salzsäure (D 1,06) und Fällen des Furfurols mit diresorzinfreiem Phlorogluzin. Zur Be-

stimmung der Methylpentosen wurde der Phlorogluzidniederschlag mit 95%igem Alkohol ausgekocht, getrocknet und gewogen; die Differenz gibt die Menge des Methylfurfurolphlorogluzides an.

Die Hexosane (Tabelle 2—5, Kolonne 5) umfassen in dem hier gebrauchten Sinne die gesamten disponibeln Kohlehydrate des betreffenden Stammabschnittes, also Zucker, Stärke und Hexosen liefernde Hemizullulosen. Ihr Gehalt ist sowohl im Kern als im Splint deutlichen Schwankungen unterworfen. Beim Fichtenkern (Fig. 5) wird im Sep-

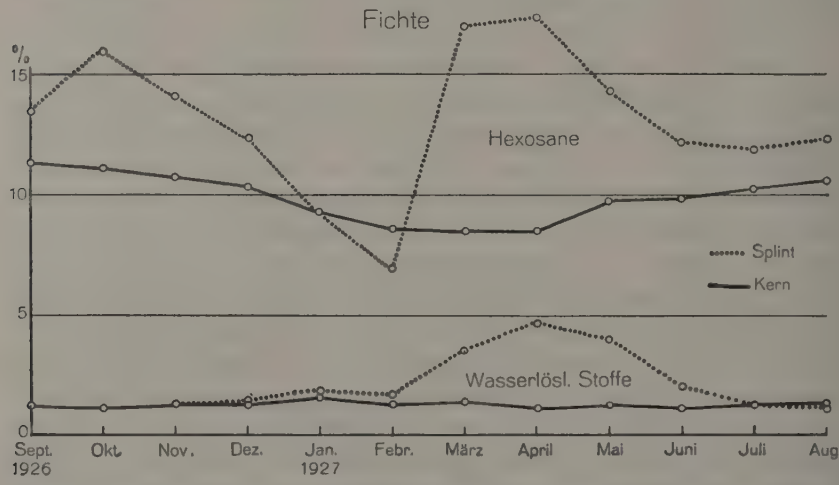


Fig. 5. Gehalt des Fichtenholzes an Hexosanen und an wasserlöslichen Stoffen (nach Gäumann, 1927).

tember—Oktober ein Herbstmaximum oberhalb 11% erreicht; dann sinkt der Gehalt allmählich im Laufe des Winters, erreicht im März mit 8,47% ein Minimum und steigt gegen den Herbst hin wieder allmählich an.

Beim Tannenkern (Fig. 6) läßt sich dieser jahreszeitliche Gang des Kohlehydratgehaltes nur in beschränktem Maße erkennen; sieht man vom Novemberstamm ab, der eine sehr geringe Vitalität aufwies und bereits im Abgehen begriffen war, so haben wir im Spätsommer (Juli—September) einen flachen Kurvengipfel oberhalb 9%, darauf bis in den Winter hinein ein Absinken auf 7—8% und hernach einen wagerechten Kurvenverlauf zwischen 8 und 9%.

Abweichend vom Kohlehydratgehalt des Kernes verläuft der Kohlehydratgehalt des Splintes sowohl bei der Fichte als bei der Tanne im Sinne einer zweigipfeligen Kurve. Beim Fichtensplint wird im Oktober

mit 15,9% ein Herbstmaximum erreicht; dann erfolgt bis zum Februar ein allmählicher Abtransport (6,9%); hierauf setzt im März die Assimilation ein und der Kohlehydratgehalt schnellt innerhalb eines Monates von 6,9 auf 16,9% und hernach im April sogar auf 17,2% empor. Dann fällt er ab, erreicht im Juli mit 11,8% ein Sommerminimum und steigt sodann allmählich zum Herbstmaximum an.

Bei der Tanne verläuft die Kurve in gleichsinniger Weise. Im November wird ein Herbstmaximum mit 15,5% erreicht; hierauf erfolgt bis in den Februar (7,7%) der Abtransport. Im März setzt die neue

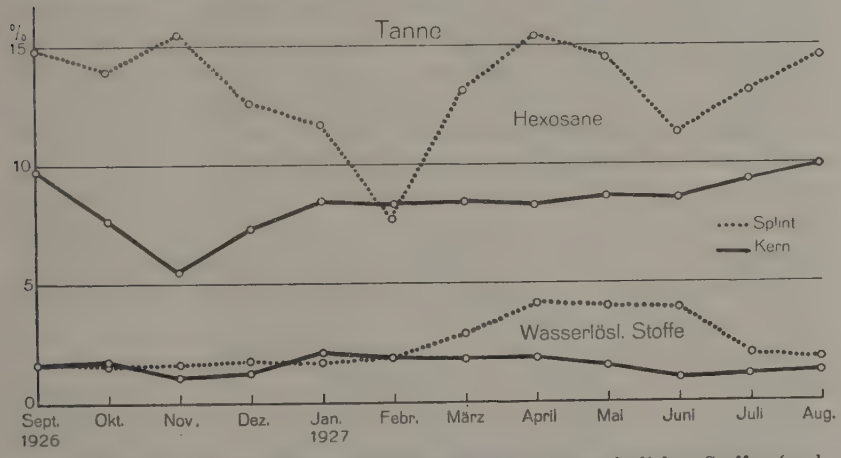


Fig. 6. Gehalt des Tannenholzes an Hexosanen und an wasserlöslichen Stoffen (nach Gäumann, 1927).

Vegetationsperiode ein und der Kohlehydratgehalt steigt auf 13,0% und hernach im April auf 15,3%; darauf sinkt die Kurve zum Sommerminimum im Juni mit 11,3% und steigt sodann bis in den November.

Es liegt also im jährlichen Gang des Kohlehydratgehaltes der Fichten- und Tannenstämme eine ausgesprochene Periodizität. Und zwar erstreckt sich diese Periodizität sowohl über den Kern als über den Splint. Nur ist der Rhythmus des Kernes ein anderer als derjenige des Splintes: die Kurve ist beim Splint zweigipflig, beim Kern dagegen nur eingipflig. Kern und Splint gehören also auch bei den Reifholzarten (wie die Tanne und die Fichte, im Gegensatz zu den echten Kernholzarten wie die Kiefer) organisch nur in beschränktem Maße zusammen: in bezug auf die Periodizität der Hexosane hinkt der Kern dem Splint nach, seine

Reservestoffe sind also offenbar weniger mobil. — Interessant ist, daß die Doppelgipfligkeit, wie wir sie soeben für den Splint nachgewiesen haben, auch in den Rhizomen von Stauden vorkommt; so hat Rosenberg (1896) für die Rhizome von **Spiraea Ulmaria** und von **Scrophularia nodosa** das Vorhandensein von zwei Stärkemaxima im Verlaufe eines Jahres wahrscheinlich gemacht. —

Die Tatsache, daß der Kohlehydratgehalt des Fichtenkernes von 11,30% im September auf 8,47% im März, also auf 75% des maximalen Wertes, fällt, und beim Tannenkern auf 9,91% im August auf 8,31% im Februar, also auf rund 84% des maximalen Wertes, hinuntergeht, legt die Vermutung nahe, daß an diesen Schwankungen nicht nur die Markstrahlen beteiligt sind, sondern daß sowohl bei der Tanne als bei der Fichte auch die anderen Holzelemente an diesen Schwankungen teilnehmen, wenngleich wahrscheinlich in viel geringerem Maße als die Markstrahlen. Wenn diese Betrachtungsweise richtig ist, so dürfen wir sowohl bei der Fichte, als bei der Tanne den Kern (das Reifholz) nicht als einen toten, ausgeschalteten Körper betrachten, der nur noch dem Wassertransport dient, wie es zuweilen bei den echten Kernhölzern getan wird, sondern wir müssen ihm eine reduzierte Lebenstätigkeit und eine beschränkte Teilnahme am Lebensrhythmus zuerkennen.

Vergleicht man nun diese Vegetationsrhythmen des Kernes und des Splintes mit dem Wachstumsrhythmus der betreffenden Holzarten, so ergibt sich folgendes. Nach Burger (1926) beginnt im schweizerischen Mittelland das Höhenwachstum der Fichte bei Tiefland-Saatgutprovenienz Mitte oder Ende Mai und wird Mitte oder Ende Juli beendet; bei der Tanne dauert es von Anfang Mai bis zweite Hälfte Juli; es wird also bei beiden Holzarten um reichlich 2—3 Monate früher abgeschlossen, als nach den klimatischen Bedingungen notwendig wäre. Für das Dickenwachstum sind für unser Gebiet keine systematischen Untersuchungen durchgeführt worden. Friedrich (1897) hat für Fichten im forstlichen Versuchsgarten in Wien unter klimatischen Verhältnissen, die, abgesehen von ihrem etwas kontinentaleren Charakter, mit den unserigen eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen, den Beginn des Dickenwachstums für Mitte April feststellen können; bis gegen Ende Mai nimmt der Zuwachs rapid zu, sinkt sodann unbedeutend bis gegen Mitte Juni, erreicht Mitte Juli zum zweitenmal ein Maximum, nimmt dann ziemlich rasch ab und hört gegen Ende Oktober endgültig auf. Das auf Mitte Juli entfallende Maximum ist stärker ausgeprägt als dasjenige von Ende Mai. Für Tanne scheinen keine entsprechenden Erhebungen vorzuliegen.

Leider konnten wir aus technischen Gründen an unseren Versuchsstämmen den Beginn und den Rhythmus des Höhenwachstums nicht überprüfen. Dagegen war es möglich, an Hand von Stammscheiben, die aus 0, 4, 8 und 14 m Höhe aufbewahrt worden waren, den Verlauf des Dickenwachstums eingehend zu verfolgen. Herrn Forsting. Ch. Gut, der sich dieser mühsamen Arbeit unterzog, möchte ich auch hier meinen Dank wiederholen.

Unsere Fichten- und Tannenstämme, die am 16. Mai 1927 gefällt worden sind, zeigen im Gegensatz zu den Erfahrungen von Friedrich noch keine Spur eines Dickenwachstums. Worauf dieses sehr späte Einsetzen des Dickenwachstums in den Zofinger Waldungen beruht,

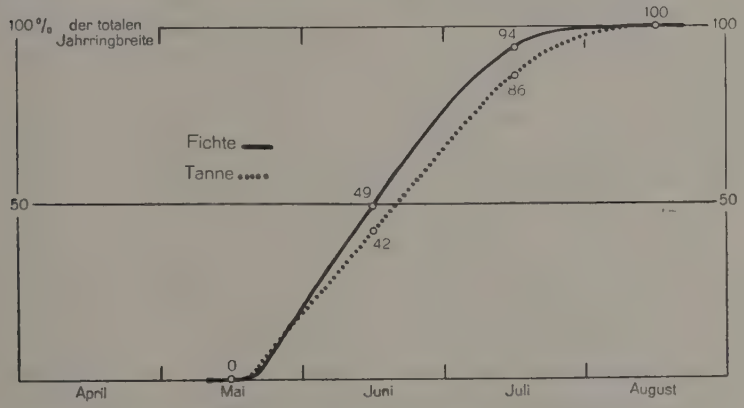


Fig. 7. Verlauf des jährlichen Dickenwachstums bei Fichte und Tanne.

müßte erst durch besondere Untersuchungen überprüft werden. Dagegen haben die Stämme, die am 17. Juni gefällt worden sind, mit ihrem Dickenwachstum bereits die Hälfte der Jahrringbreite von 1926 erreicht. Das Dickenwachstum hat also erst in der zweiten Hälfte Mai eingesetzt und hat in weniger als 1 Monat schon die halbe Jahrringbreite absolviert. Dabei ist ein meßbarer Unterschied zwischen den verschiedenen Stammhöhen (0—14 m) nicht zu beobachten.

Nehmen wir das Mittel aus allen Messungen, die bei den verschiedenen Stammscheiben und in den verschiedenen Radien dieser Scheiben ausgeführt worden sind, so erhalten wir einen Verlauf des Dickenwachstums, wie er in Fig. 7 graphisch dargestellt ist; die Ordinate von 100 % entspricht der vollen Jahrringbreite, wie sie im Herbst erreicht wurde; die übrigen Ordinaten sind auf diese volle Jahrringbreite umgerechnet.

Diese Fig. 7 zeigt zunächst, daß die lineare Zunahme der Jahrringdicke bei unseren Fichten und Tannen in ungefähr dem nämlichen Rhythmus erfolgt. Es ist dies um so einleuchtender, als ja unsere verschiedenen Fichten- und Tannenindividuen regellos nebeneinander unter den gleichen waldbaulichen Bedingungen gewachsen sind.

Sodann zeigt Fig. 7 sehr deutlich, wie an unseren Versuchsbäumen nur von Mitte Mai bis Mitte Juli ein reges Dickenwachstum herrschte und wie dieses Dickenwachstum nachher rasch abnahm. Ein Zusammenhang zwischen den Temperaturverhältnissen und diesem Dickenwachstum kann daher nicht ohne weiteres erkannt werden. Nach Tabelle 1 besitzt der Mai eine mittlere Tagestemperatur von 13—14° und eine mittlere Mittagstemperatur von rund 18°, der August eine mittlere Tagestemperatur von rund 16° und eine mittlere Mittagstemperatur von rund 20°, es müssen also (gleich wie wir dies soeben für das Höhenwachstum erwähnt haben) andere Gründe als der Temperaturfaktor das Aufhören des Dickenwachstums nach Mitte Juli bedingen. — Das temporäre Einsinken der Wachstumskurve anfangs Juni, das Friedrich beobachtete, läßt sich naturgemäß an unserem Material nicht erkennen, da wir nur mit den monatlichen Summen arbeiten.

Es kann nun aber nicht übersehen werden, daß der Gang des linearen Dickenwachstums, wie er in Fig. 7 dargestellt ist, uns über den Verbrauch der Reservestoffe im Verlaufe einer Vegetationsperiode nur ein unvollständiges Bild gibt. Spätholzelemente lagern ja proportional zur Jahrringbreite viel mehr Holzsubstanz an als Frühholz; der Verbrauch an Kohlehydraten während einer Vegetationsperiode ist daher neben der linearen Zunahme der Breite des betreffenden Jahrringes auch von der Wandstärke der Holzelemente abhängig. Diese Berücksichtigung des Spätholzes ist um so wichtiger, als sowohl bei unseren Fichten als bei unseren Tannen die Spätholzbildung schon Mitte Juni beginnt, was uns zeigt, daß sich die Bildung der Frühjahrszone innerhalb einer sehr engen Zeitspanne vollzieht und nur etwa 3 Wochen beansprucht.

Um diese Verhältnisse klarzulegen, wurden aus sämtlichen in Betracht fallenden Stämmen Querschnitte mikroskopisch untersucht und wurde für jeden Monat das Verhältnis zwischen Wandstärke und Hohlraum der Holzelemente festgestellt. Zu diesem Zwecke wurden die Querschnitte durch den sich eben bildenden Jahrring des laufenden Jahres mit Hilfe eines Eindinger Zeichenmikroprojektionsapparates 100fach vergrößert auf eine in Quadrate eingeteilte Fläche projiziert, worauf in etwa 10 Quadraten von je 144 mm² Fläche die Lumenfläche möglichst genau ausgemessen und hernach von der Gesamtfläche abgezogen wurde.

Die Ergebnisse sind in Fig. 8 graphisch dargestellt. Die mit „radiale Zuwachsgeschwindigkeit" bezeichnete Kurve gibt uns die monatliche Wachstumsintensität, bezogen auf den maximalen Zuwachs (100 %), welcher in der Zeit zwischen Mai- und Junifällung erreicht wird. Sie zeigt uns in anderer Form das gleiche wie Fig. 7, daß nämlich der Rhythmus des Dickenwachstums bei unseren Fichten und Tannen ein ähnlicher ist, und daß er sich nur während der 2 Monate zwischen Mitte Mai und Mitte Juli in voller Intensität auswirkt. Setzen wir die volle Jahrringbreite zu 100 %, so erhalten wir für die Intervalle 16. Mai bis 17. Juni, 17. Juni bis 18. Juli und 18. Juli bis Herbst bei der Fichte ein Verhältnis des Dickenzuwachses von 49 : 45 : 6 und bei der Tanne von 42 : 44 : 14.

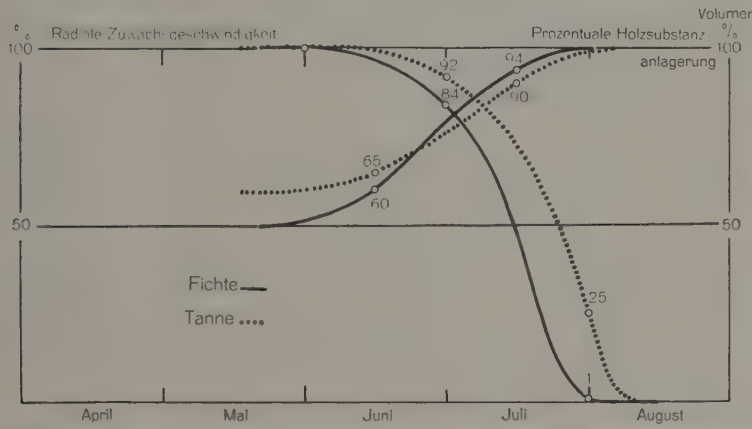


Fig. 8. Radiale Zuwachsgeschwindigkeit und Holzsubstanzbildung der Versuchsbäume.

Die Kurve „Holzsubstanz in Prozenten des Gesamtvolumens" veranschaulicht uns, in welchem Verhältnis die Holzsubstanzanlagerung (also Dickenzuwachs minus die Zell-Lumina) zur Gesamtfläche steht. Um die Mitte Mai, wenn das Dickenwachstum in seiner vollsten Intensität einsetzt, werden bei der Fichte nur etwa 50 % und bei der Tanne etwa 60 % der Querschnittsfläche von den Zellwänden beschlagen, der Rest ist Hohlraum. Schon Mitte Juni setzt die Spätholzbildung ein und die Holzsubstanzablagerung nimmt prozentual rasch zu, so daß sie anfangs Juli bei den Fichten schon einen Betrag von 94 % und bei den Tannen von 90 % erreicht hat und in entsprechender Weise ihre Zell-Lumina nur noch 6 bzw. 10 % der Querschnittsfläche ausmachen.

Um einen Einblick in den mutmaßlichen Verbrauch an Kohlehydraten zu erlangen, berechnen wir für eine Reihe von Stichtagen die

Produkte aus der radialen Zuwachsgeschwindigkeit mal die prozentual zur Querschnittsfläche gebildete Holzsubstanz. Wir erhalten auf diese Weise bei der Fichte für den 15. Mai einen Betrag von rund 5000, für den 1. Juni von rund 5700, für den 15. Juni von rund 6500, für den 1. Juli von rund 3200 und für den 15. Juli von rund 100, und bei der Tanne für den 15. Mai von rund 6000, für den 1. Juni von rund 6200, für den 15. Juni von rund 7000, für den 1. Juli von rund 6600 und für den 15. Juli von rund 2500. Diese Zahlen zeigen uns, daß der Verbrauch an Kohlehydraten nicht mit dem linearen Dickenwachstum parallel geht, und daß dem raschen Absinken des Dickenwachstums ab Ende Juni nicht sogleich ein analoges Absinken des Verbrauches an Kohlehydraten entspricht. Es scheint vielmehr, daß sowohl bei der Fichte wie bei der Tanne der Verbrauch an Kohlehydraten von Mitte Mai bis Anfang Juli ungefähr konstant ist, wobei freilich um Mitte Juni ein undeutliches Maximum des Kohlehydratverbrauches und der Holzproduktion erreicht wird, worauf bei der Fichte die Kurve ziemlich rasch, bei der Tanne etwas langsamer abfällt, um in beiden Fällen in der zweiten Hälfte Juli einen Wert von beinahe Null zu erreichen. — Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangen wir, wenn wir, wie dies oben für den linearen Dickenzuwachs geschah, die gesamte Holzanlagerung des betreffenden Jahres zu 100 setzen und die prozentualen Anteile der drei Intervalle 16. Mai bis 17. Juni, 17. Juni bis 18. Juli und 18. Juli bis Herbst berechnen; diese Anteile betragen für die Fichte 40 : 50 : 10 und für die Tanne 35 : 46 : 19. —

Neben dem Dicken- und Höhenwachstum der Stämme, das wir im vorangehenden besprochen haben, bleibt für unsere Fragestellung auch noch das Wurzelwachstum zu berücksichtigen. Auch dieses Wurzelwachstum konnte aus naheliegenden Gründen an unseren Versuchsstämmen nicht überprüft werden. Dagegen haben die Untersuchungen von Engler (1903), die ebenfalls im schweizerischen Mittelland ausgeführt worden sind, ergeben, daß sowohl bei der Fichte als bei der Tanne das Wurzelwachstum bei einer tieferen Temperatur einsetzt als das Wachstum der oberirdischen Organe und daher dem letzteren je nach dem klimatischen Charakter des betreffenden Jahres um einige Tage oder um einige Wochen vorauseilt. Es beginnt Ende März bis Ende April, erreicht in den Monaten Mai, Juni und Juli einen Höhepunkt, verfällt dann infolge des geringen Wassergehaltes des Bodens in einen 3—8 Wochen dauernden Stillstand und steigt im Oktober erneut zu einem kleineren zweiten Höhepunkt an.

Suchen wir nunmehr all diese Ergebnisse mit den Kohlehydratkurven der Fig. 5 u. 6 zu koordinieren, so gelangen wir zu folgenden Schlußfolgerungen.

Der Beginn des Wurzelwachstums in den Monaten März und April folgt auf einen Tiefstand der Kohlehydrate im Kern, der Beginn des Höhen- und Dickenwachstums im Mai folgt auf einen Höhepunkt der Kohlehydrate im Splint. Der vorübergehende Stillstand des Dickenwachstums im Juni, den Friedrich beschrieben hat, fällt bei der Fichte und der Tanne mit einem Minimum des Kohlehydratgehaltes im Splint zusammen. Da Mitte Juli das Dicken- und Höhenwachstum beendet sind, können die nunmehr gebildeten Kohlehydrate zur Anhäufung von Vorräten dienen (August—September-Maximum beim Fichtenkern und Tannenkern, September—November-Maximum beim Fichtensplint und Tannensplint). Vielleicht mag das späte Herbstmaximum im Splint mit bedingt sein durch Kohlehydrate, die aus den abfallenden Nadeln zurückwandern. — Ferner ist bemerkenswert, daß sowohl beim Fichten- als beim Tannenkern der Kohlehydratgehalt schon um Mitte Juni (bei ersterem sogar schon um Mitte April) zu steigen beginnt. Falls man hierbei nicht auf Wanderungen schließen will, die man nur durch systematische Untersuchung ganzer Stämme feststellen könnte, so muß man annehmen, daß schon sehr früh im Jahre ein Teil der neugebildeten Kohlehydrate zu Vorratszwecken im Kern abgelagert werden. Verbrauch und Bildung von Kohlehydraten würden sich also im Sommer nicht nur die Wage halten, sondern es würde ein Überschuß an Kohlehydraten erzeugt. Immerhin ist auffällig, daß der Splint ein Kohlehydratminimum und eine vielleicht hierdurch bedingte Zuwachsstockung zeigt zu einer Zeit, wo im Kern andauernd Reservekohlehydrate abgehäuft werden.

Vom Herbst weg erfolgt sowohl bei der Fichte als bei der Tanne den ganzen Winter über aus dem Splint und dem Kern unseres Stammabschnittes (4—8 m Höhe, vom Stock an gemessen) ein Abtransport der während des Sommers angehäuften Reservekohlehydrate. Der Begriff der Winterruhe muß daher unter den klimatischen Verhältnissen des schweizerischen Mittellandes als ein sehr relativer Begriff bezeichnet werden. Wieviel von diesen abtransportierten Kohlehydraten veratmet wurden und ob der wirklich zu Reservezwecken abtransportierte Rest nach dem Stock oder nach der Krone hingebracht wurde, läßt sich an Hand der vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

In unserer vorläufigen Mitteilung (1927, S. 596) haben wir den Abtransport nach der Krone hin als die wahrscheinlichere Lösung bezeichnet. Eine erneute Betrachtung des Sachverhaltes führte uns je-

doch zur Auffassung, daß die Anhäufung der Reserven im Stock, wo sie der winterlichen Kälte entzogen sind, eher noch mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat. In diesem Falle würden die Reserven, soweit sie nicht für das Wurzelwachstum verbraucht werden, im Vorfrühling durch den Blutungsdruck wieder hinauf in den Stamm und die Krone transportiert. Das März—April-Maximum im Fichten- und Tannensplint wäre in diesem Falle nicht nur eine Folge der seit Mitte Februar einsetzenden Assimilation, sondern eine Summe aus dieser Assimilation plus den Wanderungskohlehydraten. Doch dürften die vorbeiwandernden Kohlehydrate wohl den Hauptanteil an diesem Maximum ausmachen.

Aus dem Umstand, daß schon im Februar—März-Intervall (mittlere Mittagstemperatur ca. 6°) eine ausgiebige Assimilation stattfindet, während erst im Mai (mittlere Mittagstemperatur 18,1°) das Dicken- und das Höhenwachstum einsetzen, darf geschlossen werden, daß bei der Fichte und der Tanne die Temperaturschwelle für die Assimilation erheblich niedriger ist als die Temperaturschwelle für das Wachstum. —

Wenn alle diese Erwägungen richtig sind, dann haben die beiden Minima eine unterschiedliche Bedeutung: das Februarminimum würde nämlich, wie die Minima im Fichten- und Tannenkern, hauptsächlich auf einer Verschiebung der Kohlehydrate im Innern des Stammes beruhen, das Juni—Juli-Minimum dagegen auf einem effektiven Verbrauch aller Reserven.

Ungeklärt bleibt die für den Waldbau wichtige Frage, aus welchen Kohlehydraten das Dicken- und das Höhenwachstum unserer beiden Koniferenarten bestritten wird, ob hauptsächlich aus den Reserven (in welchem Falle die Reserven des Vorjahres auf das Wachstum der Bäume im nachfolgenden Jahr einen entscheidenden Einfluß ausüben würden, Burger, 1926) oder aus den Assimilationsprodukten des laufenden Jahres (in welchem Falle der klimatische Charakter des laufenden Jahres über den Zuwachs entscheiden würde). Wir haben in unserer vorläufigen Mitteilung aus dem unterschiedlichen Verhalten der Splint- und der Kernkurve den Schluß gezogen, daß das Dickenwachstum der beiden Koniferenarten aus den im betreffenden Jahre selbst gebildeten Kohlehydraten bestritten wird (zunächst auf Grund der seit Februar gebildeten Vorräte), das Höhenwachstum dagegen (und das Wachstum der Krone überhaupt, ferner auch das Wurzelwachstum) aus den Reserven, die im vorangegangenen Herbst im Kern angehäuft und im Laufe des Winters in die Krone abtransportiert worden sind. Wir halten diese Auffassungsweise auch jetzt noch für die zwangloseste, doch müßte sie naturgemäß erst an Hand systematischer Untersuchungen überprüft werden.

Auf die Frage, welcher Natur all diese Kohlehydrate sein mögen, werden wir später bei der Besprechung der Extraktgehalte eintreten. Wir gehen deshalb in unseren Tabellen 2—5 weiter zur Besprechung der übrigen Hemizellulosen, der Pentosen (Xylan und Methylpentosan). Für beide fällt uns die in Abweichung von den Hexosen außerordentlich große Gehaltskonstanz auf. Beim Fichtenkern beträgt der mittlere Holzgummigehalt (Tabelle 2—5, Kolonne 6) 12,60 ± 0,52%, beim Fichtensplint 12,56 ± 0,31%; bei der Tanne ist er etwas geringer, nämlich 10,80 ± 0,27% für den Kern und 11,22 ± 0,34% für den Splint. Eine jahreszeitliche Schwankung läßt sich an unserem Material nicht erkennen.

Bei den Methylpentosen (Tabelle 2—5, Kolonne 7) ist die Abweichung von Baum zu Baum etwas größer, ohne daß aus den Zahlen irgendein periodischer Verlauf herausgelesen werden könnte. Es mag sein, daß die ungenügende methodische Erfaßbarkeit der Methylpentosen (Alkohollöslichkeit des Phlorogluzidniederschlages) diesen größeren Schwankungsbereich mitbedingen half. Im übrigen fällt auf, daß, während bei der Fichte der Xylangehalt größer ist als bei der Tanne, der Methylpentosangehalt kleiner ist als bei der letzteren. Er beträgt nämlich bei den 12 untersuchten Fichten im Mittel 1,40 ± 0,09% für den Kern und 1,30 ± 0,07% für den Splint, bei den 12 untersuchten Tannen dagegen 1,82 ± 0,11% für den Kern und 1,88 ± 0,17% für den Splint. Auch hier wird es besonderer Untersuchungen bedürfen, um zu erkennen, ob diesen Unterschieden eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt.

Das Lignin (Tabelle 2—5, Kolonne 8) wurde nach der Methode von Klason (Fuchs, 1926) durch Aufschließen mit Schwefelsäure und Auswaschen mit kaltem Wasser, heißem Alkohol und verdünnter Kalilauge bestimmt. Ein charakteristischer Unterschied zwischen den Fichten und den Tannen scheint nicht zu bestehen, ebensowenig eine jahreszeitliche Schwankung. Dagegen ist bei den untersuchten 12 Stämmen der Kern regelmäßig etwas ligninreicher als der Splint. Es beträgt nämlich beim Fichtenkern der mittlere Ligningehalt 30,3 ± 0,20%, beim Fichtensplint 29,3 ± 0,30%, beim Tannenkern 29,6 ± 0,20% und beim Tannensplint 28,1 ± 0,19%.

Zur Bestimmung der Zellulose (Tabelle 2—5, Kolonne 9) wurden nach dem Verfahren von Schulze 5 g Trockensubstanz mit 100 ccm Salpetersäure (D 1,10) und 6,7 g Kaliumchlorat 3 Wochen in einem geschlossenen Kolben aufbewahrt; diese größere Menge des Lösungs-

mittels mußte deshalb angewendet werden, weil die in der Originalvorschrift angegebene Flüssigkeitsmenge nicht in jedem Falle ausreichte, um den Fichtensplint in hinlänglicher Weise zu überschichten. Darauf wurde abfiltriert, mit kaltem und heißem Wasser ausgewaschen, mit verdünntem Ammoniak drei Viertelstunden bei 60° digeriert, filtriert, mit kaltem und heißem Wasser, Alkohol und Äther ausgewaschen, getrocknet und gewogen. Dieses Präparat stellt eine Rohzellulose dar. Probebestimmungen, die von Zeit zu Zeit vorgenommen wurden, ergaben in ihr keine oder nicht meßbare Spuren von Methoxyl; diese Rohzellulose darf also als ligninfrei betrachtet werden. Dagegen sind in ihr noch Pentosane enthalten. Da es aus technischen Gründen nicht anging, die Pentosen in jeder Zellulosebestimmung einzeln zu ermitteln, wurde von Zeit zu Zeit eine Durchschnittsprobe hergestellt und in ihr die Furfurolbestimmung durchgeführt. Der dabei erhaltene Durchschnittspentosangehalt wurde sodann in gleicher Weise von den einzelnen Zellulosebestimmungen abgezogen. Diese pentosan- und ligninfreie Rohzellulose bezeichnen wir als Reinzellulose, d. i. als die reine Skelettsubstanz. Sie ist es, die in dieser Arbeit unter Zellulose verstanden ist. Die Tatsache, daß alle in der Rohzellulose ausgeführten Pentosanbestimmungen nahe beieinander liegen (um 5% herum), leistet dafür Gewähr, daß der durch dieses abgekürzte Verfahren bedingte Fehler innerhalb des Methodenfehlers der Zellulosebestimmung überhaupt liegt. — Auf eine Bestimmung der in der Reinzellulose enthaltenen Asche wurde verzichtet, da der Aschengehalt nur Bruchteile von Prozenten ausmacht und daher auch seinerseits innerhalb des Schwankungsbereichs des Analysenfehlers zu liegen kommt.

Die derart ermittelten Zellulosegehalte schwanken von Stamm zu Stamm sehr stark, ohne daß irgendeine jahreszeitliche Gesetzmäßigkeit zu erkennen wäre. Immerhin scheinen die untersuchten 12 Tannen zellulosereicher zu sein als die 12 Fichten. Es beträgt nämlich der mittlere Zellulosegehalt $40{,}6 \pm 0{,}28\%$ beim Tannenkern und $40{,}8 \pm 0{,}41\%$ beim Tannensplint gegen $37{,}9 \pm 0{,}33\%$ beim Fichtenkern und $35{,}6 \pm 0{,}72\%$ beim Fichtensplint.

Zur Bestimmung der Extrakte wurden je 5 g bei 105° getrocknetes Holz im Soxhlet mit absolut trockenem, alkoholfreiem Äther erschöpfend extrahiert. Der hell gefärbte Extrakt wurde eingeengt und im Vakuum bei 50° zu möglichster Gewichtskonstanz getrocknet; in ihm sind vor allem die Fettstoffe (das Rohfett) rechnerisch enthalten. Hierauf wurde das Holz im gleichen Soxhlet mit absolutem Alkohol

erschöpfend extrahiert; der hellorange gefärbte Alkoholextrakt wurde eingeengt und im Vakuum bei 100° zu möglichster Gewichtskonstanz getrocknet; in ihm sind vor allem die Harze und der Wachs rech-

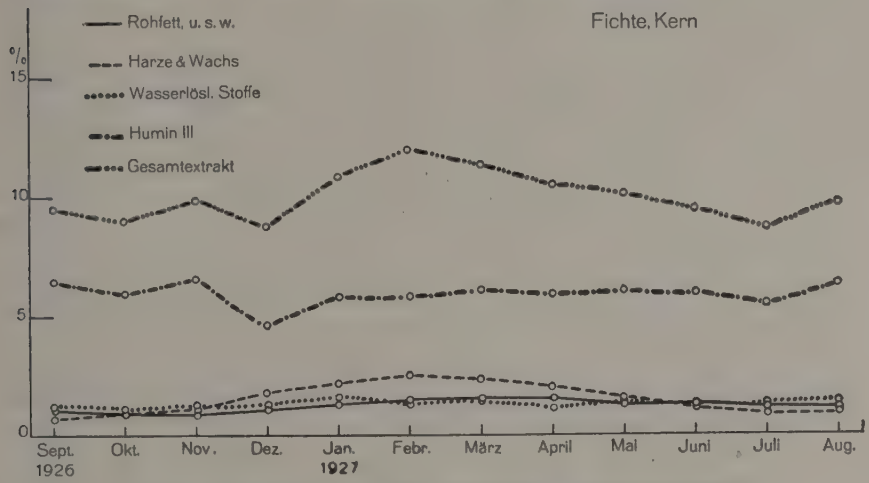


Fig. 9. Extraktgehalt des Fichtenkernes im Laufe eines Jahres.

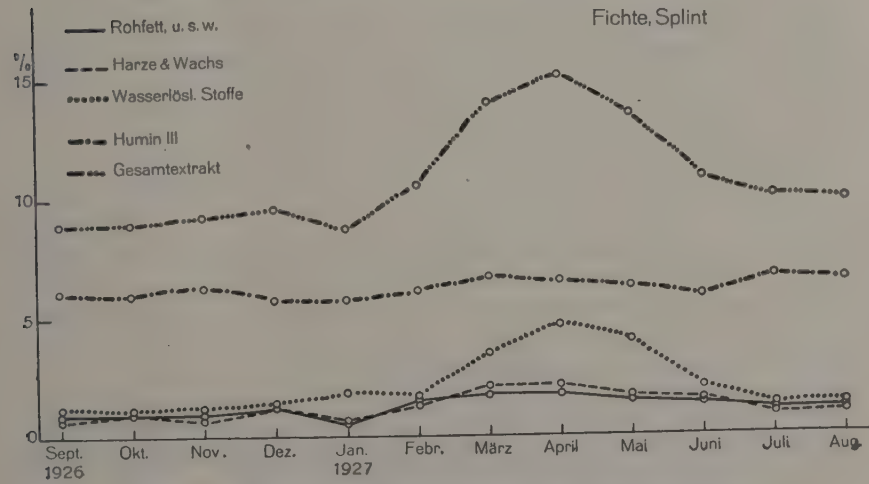


Fig. 10. Extraktgehalt des Fichtensplintes im Laufe eines Jahres.

nerisch enthalten. Sodann wurde das mit Äther und Alkohol extrahierte Holz mit destilliertem Wasser so oft gekocht (bis 20mal), bis das Filtrat wasserklar blieb. Das eingeengte Filtrat wurde bei 105°

getrocknet und gewogen. Schließlich wurde der mit Äther, Alkohol und Wasser extrahierte Rückstand mit 2%iger Sodalösung 1 Stunde gekocht; der lösliche Anteil entspricht dem Humin III von Wehmer (1925), der Rückstand seinem Humin IV.

Der Gehalt an Fettstoffen (Tabelle 2—5, Kolonne 10) scheint bei den 12 Fichten durchweg höher zu sein als bei den 12 Tannen; er beträgt nämlich beim Fichtenkern und beim Fichtensplint außerhalb der Frühjahrsmonate rund 1—1,2%, beim Tannenkern rund 0,4—0,6% und beim Tannensplint rund 0,1—0,3%. Bei der Fichte ist er also in Kern und Splint gleich groß, bei der Tanne dagegen im Splint kaum halb so groß als im Kern. Im übrigen zeigt er sowohl bei der Tanne als bei der Fichte und sowohl beim Kern als beim Splint eine periodische Zunahme gegen das Frühjahr hin. Beim Fichtenkern erreicht er sein Maximum im Intervall Februar—April mit Werten über 1,60%, beim Fichtensplint ebenfalls im Intervall Februar—April mit Werten über 1,60%, beim Tannenkern desgleichen mit Werten über 1,04% und beim Tannensplint im Intervall März—Mai mit Werten über 0,46%.

Der Gehalt an Fettstoffen ist also zur Zeit der regen Vegetationstätigkeit beim Fichtenkern um rund 30% höher als während der übrigen Monate, beim Fichtensplint um rund 45%, beim Tannenkern um rund 100% und beim Tannensplint um rund 130%. Die Zunahme ist demnach beim Splint größer als beim Kern und bei der extraktärmeren Tanne prozentual viel größer als bei der extraktreicheren Fichte.

Es würde nahe liegen, diese Ergebnisse nach der Richtung des Fettstärkeproblemes auszuwerten; denn die Koniferen gehören nach Alfred Fischer (1891) zu den Fettbäumen, bei welchen sich im Laufe des Winters ein großer Teil der Stärke in fettes Öl verwandelt. Da jedoch unser Rohfett nicht verseift wurde und wir daher keine Gewähr haben, daß in unserem Ätherextrakt nicht doch noch irgendwelche leicht löslichen Harzfraktionen enthalten sind, so sei hier auf eine derartige Diskussion verzichtet. Immerhin kann nicht übersehen werden, daß sowohl bei der Tanne als bei der Fichte und sowohl beim Kern als beim Splint der maximale Ätherextraktgehalt bei 120—130jährigen Bäumen auf 4—8 m Höhe in den Monaten März—April erreicht wird, also beim Einsetzen der vollen Vegetationstätigkeit, und nicht im Laufe des Winters, wie man hatte erwarten dürfen, wenn wirklich erhebliche Prozentsätze der Stärke in gespeichertes Fett verwandelt worden wären.

Unsere Ergebnisse scheinen also eher die Befunde von Fabricius (1905) zu bestätigen, der in Oberbayern auf Grund der Unter-

suchung mikroskopischer Schnitte von 60—80jährigen Fichten zur Auffassung gelangte, daß die Vorstellungen von Alfred Fischer über Stärke- und Fettbäume jedenfalls für die Fichte nur in sehr beschränktem

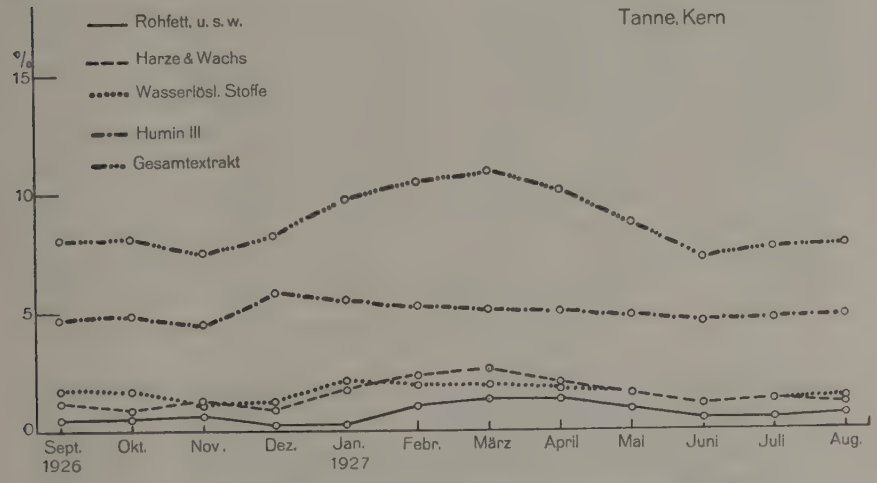


Fig. 11. Extraktgehalt des Tannenkernes im Laufe eines Jahres.

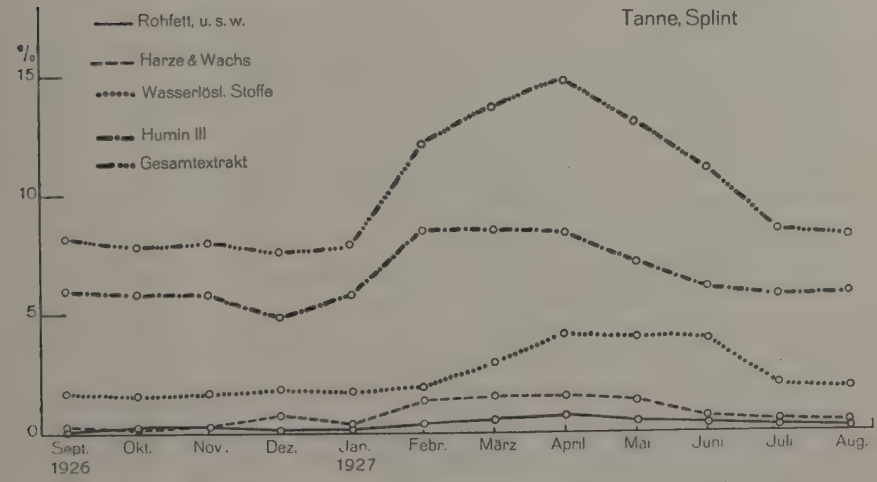


Fig. 12. Extraktgehalt des Tannensplintes im Laufe eines Jahres.

Maße zutreffen. „Die gesamte Holzstärke des Stammes unterliegt im Laufe des Jahres nur einmal einer totalen Umwandlung in Fett, welche etwa mit dem Austreiben der Knospen beginnt und im August be-

endet ist. Vom Ende September an wird die Stärke im Holz zum größten Teil wieder regeneriert, nur der kleinere Teil der Reservestoffe überwintert in Form von Fett.“ Das Fettmaximum wird also nach Fabricius (im Gegensatz zu Alfred Fischer) nicht in den Winter-, sondern in den Sommermonaten erreicht. — Auch eine andere Schlußfolgerung, zu der Fabricius durch mikrochemische Schätzungen gelangt ist, läßt sich an Hand eines Vergleichs unserer Hexosan- und Fettkurven bestätigen, daß nämlich während der sommerlichen Stärkelösungsperiode das Endprodukt der Stärkelösung nicht Fett sei, dies im Gegensatz zur herbst-winterlichen Stärkelösungsperiode. Es stimmt dies überein mit den Erwägungen, zu welchen wir weiter hinten durch einen Vergleich der Hexosan- und der Wasserextraktkurven gelangen werden, daß nämlich das Herbstmaximum des Kohlehydratgehaltes chemisch von einer anderen Beschaffenheit sein müsse als das Frühjahrsmaximum. —

Der Gehalt an Harzen und an Wachs (Alkoholextrakt, Tabellen 2—5, Kolonne 11) scheint ähnlichen Gesetzmäßigkeiten unterworfen zu sein wie der Gehalt an Rohfett; doch ist die Schwankung von Baum zu Baum erheblich größer. Außerhalb der Frühjahrsmonate beträgt dieser Harzgehalt beim Fichtenkern rund 0,9—1,3%, beim Fichtensplint rund 0,7—1,3%, beim Tannenkern rund 0,9—1,3% und beim Tannensplint rund 0,2—0,7%. Er ist also beim Fichtenkern, Fichtensplint und Tannenkern ungefähr gleich groß, beim Tannensplint dagegen um die Hälfte kleiner. Gegen das Frühjahr hin erfolgt sowohl bei der Tanne als bei der Fichte und sowohl beim Kern als beim Splint eine Zunahme des Alkoholextraktgehaltes, und zwar beim Fichtenkern, Fichtensplint und Tannenkern um etwa 100%, beim extraktärmeren Tannensplint um rund 200%. Die größere Harzigkeit des Fichten- und des Tannenholzes im Frühjahr ist also nicht nur eine Folge einer größeren Löslichkeit des Harzes, sondern auch die Folge eines wirklich höheren Harzgehaltes. Immerhin bleibt bei diesen Alkoholextrakten die Frage offen, ob sie wirklich nur aus Harzen bestehen oder ob nicht auch Spuren von alkohollöslichen Zuckern (z. B. von Äthylglukosiden) in ihnen enthalten seien.

Wie der Äther- und der Alkoholextrakt, so verläuft auch der Wasserextrakt (Kolonne 12) allgemein in Form einer eingipfligen Kurve. Beim Fichtenkern setzt er im September mit 1,2% ein; er erreicht im Januar mit 1,6% einen Höhepunkt, sinkt dann gegen das Frühjahr hin wieder ab und bleibt den Sommer über ungefähr stabil.

Beim Tannenkern ist der mittlere Gehalt an wasserlöslichen Stoffen während der 12 Monate um rund 30 % höher als beim Fichtenkern. Er beginnt im September mit 1,6 %, steigt dann mit großen Schwankungen auf durchschnittlich 2,4 % für die Monate Februar—April an, fällt dann wieder ab und bleibt für den Rest des Jahres ungefähr konstant.

Beim Fichtensplint beginnt er im September mit 1,2 %, erreicht im April mit 4,6 % ein Maximum, fällt dann rasch ab und ist im Hochsommer und im Herbst ungefähr konstant.

Beim Tannensplint endlich ist der mittlere Gehalt während der 12 Monate, wie beim Tannenkern und Fichtenkern, um rund 30 % höher als beim Fichtensplint. Er ist bis in den Januar hinein konstant, steigt dann auf 4,1 % im April, sinkt hernach auf 1.8 % im August und bleibt für den Rest des Jahres stabil.

Man wird sich also global dahin ausdrücken dürfen, daß der Gehalt an wasserlöslichen Stoffen sowohl beim Fichten- als beim Tannenkern während des ganzen Jahres (abgesehen von einer leichten Ausbuchtung im Februar) ungefähr konstant bleibt, währenddem die beiden Splintarten ein ausgesprochenes Frühjahrsmaximum des Wasserextraktgehaltes aufweisen. Vergleicht man diesen Befund mit den Kurven des Kohlehydratgehaltes, so ergibt sich folgendes (um diesen Vergleich zu erleichtern, sind in den Fig. 5 u. 6 die Wasserextraktgehalte mit eingezeichnet). Beim Tannenkern und beim Fichtenkern entspricht dem geradlinigen Verlauf der Wasserextraktkurve ein ebenfalls geradliniger Verlauf der Hexosankurve. Immerhin zeigt die Wasserextraktkurve gerade in jenen Monaten eine Tendenz, sich nach oben auszubuchten, in welchen die Hexosankurve eine schwache Einbiegung nach unten aufweist; es ist daher nicht ausgeschlossen, daß sich bei genauerem Zusehen und vor allem bei der Untersuchung einer größeren Zahl von Individuen die oben angedeutete Parallelität nur als eine scheinbare erweisen würde.

Beim Splint geht sowohl bei der Fichte als bei der Tanne mit dem Frühjahrsmaximum der Wasserlöslichkeit auch ein Maximum des Kohlehydratgehaltes einher; dagegen findet das Herbstmaximum des Kohlehydratgehaltes in der Wasserlöslichkeitskurve keine Ausprägung. Würde das herbstliche Kohlehydratmaximum ausschließlich aus Stärke bestehen, so sollte man glauben, daß trotz der schlechten Diffundierbarkeit des Kleisters ein größerer Unterschied zwischen dem Extraktgehalt des Oktobers und demjenigen des Februars hervortreten müßte, als er durch unsere Extraktkurven tatsächlich ausgewiesen wird; denn sowohl beim

Fichtensplint als beim Tannensplint ist der Kohlehydratgehalt im Oktober rund doppelt so groß als im Februar, währenddem der Wasserextraktgehalt sowohl beim Fichten- als beim Tannensplint im Februar etwas höher liegt als im Oktober. Das Herbstmaximum des Kohlehydratgehaltes muß also chemisch von einer anderen Beschaffenheit sein als das Frühjahrsminimum und das Frühjahrsmaximum; es ist deshalb die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß ein Teil der Reservekohlehydrate des Herbstmaximums bei der Fichte und bei der Tanne, wie bei den Laubhölzern, in der Gestalt von Hemizellulosen eingelagert sein könnte.

Der Gehalt an „Huminstoffen" (Tabelle 2—5, Kolonne 13) ist nur mit Rücksicht auf eine spätere Arbeit hier mitgeführt worden; denn dieses Humin III hat wegen seines komplexen Charakters (es umfaßt in der Form, in welcher es in den Tabellen 2—5 auftritt, einen Teil der Stärke, der Hemizellulosen usw.) nur eine praktische Bedeutung für Vermorschungsfragen (gleich dem Humin IV). Immerhin ist auffällig, daß dieser Humingehalt beim Fichtenkern, Fichtensplint und Tannenkern während des ganzen Jahres innerhalb des Schwankungsbereiches von ungefähr 1 % konstant bleibt, beim Tannensplint dagegen ein ausgesprochenes Vorfrühlingsmaximum aufweist. Die Deutung dieser Abweichung steht noch aus.

Der Gesamtextraktgehalt (Tabelle 2—5, Kolonne 15) verläuft sowohl bei der Fichte als bei der Tanne in Gestalt einer eingipfligen Kurve; und zwar ist deren Maximum bei den Splintarten erheblich deutlicher ausgeprägt als bei den Kernarten. Überdies wird dieses Maximum bei den beiden Splintarten erst im April erreicht, bei den beiden Kernarten dagegen schon im März bzw. schon im Februar. Es wird auch hier besonderer Studien bedürfen, um die diesen Schwankungen zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten schärfer zu formulieren.

Zur Bestimmung der Reaktion (Kolonne 16) wurden endlich je 10 g gemahlenes Holz mit 100 ccm kohlensäurefreiem, destilliertem Wasser in einem überdeckten Erlenmeyer (aus Kaliglas) in einem möglichst kohlensäurefreien Raume 48 Stunden sich selbst überlassen; hierauf wurde die Azidität elektrometrisch, meist mit der Chinhydronelektrode, zur Probe gelegentlich auch mit der Wasserstoffkette, geprüft. Die Reaktion beträgt in den Monaten September—Dezember und Mai—August beim Fichtenkern pH $4{,}94 \pm 0{,}044$, beim Fichtensplint pH 5,23

$\pm$ 0,053, beim Tannenkern pH 5,51 $\pm$ 0,051 und beim Tannensplint pH 5,23 $\pm$ 0,033. Sie ist also verhältnismäßig sauer, und zwar beim Tannen- und beim Fichtensplint in frappanter Weise genau gleich groß (pH 5,23 $\pm$ 0,053 bzw. 0,033), beim Fichtenkern dagegen saurer als beim Fichtensplint, beim Tannenkern hinwiederum alkalischer als beim Tannensplint.

Die erstaunliche Übereinstimmung der mittleren Reaktionszahlen des Fichtensplintes und des Tannensplintes mag vielleicht in dem Umstand seine Erklärung finden, daß beide Baumarten regellos auf der gleichen Unterlage wuchsen und daher, sofern nicht arteigene Unterschiede in der Mineralstoffaufnahme bestehen, auch die gleiche Versorgung mit anorganischen Nährsalzen erhalten; so ist ja auch der Aschengehalt beim Fichtensplint praktisch gesprochen gleich groß wie beim Tannensplint (0,23 $\pm$ 0,008 % gegenüber 0,24 $\pm$ 0,008 %). — Die größere Alkalinität des Tannenkernes (gegenüber derjenigen des Tannensplintes) wird wahrscheinlich mit der Inkrustierung des Kernes mit Mineralstoffen, insbesondere mit Kali und mit Magnesia, zusammenhängen, von welcher schon auf S. 363 im Anschluß an Kolonne 3 der Tabellen 2—5 die Rede war. — Dagegen stößt die Deutung der saurern Reaktion des Fichtenkernes (gemessen an derjenigen des Fichtensplintes) auf Schwierigkeiten, und zwar um so mehr, als ja die Aschengehalte des Fichtenkernes und des Fichtensplintes genau gleich groß sind (0,23 $\pm$ 0,01 bzw. 0,008 %). Man muß sich wahrscheinlich vorstellen, daß diese trotz des gleich großen Aschengehaltes um pH 0,3 saurere Reaktion des Fichtenkernes (gegenüber derjenigen des entsprechenden Splintes) mit der auf S. 347 erwähnten Tatsache in Verbindung steht, daß die Fichten in unserem Versuchswald bald ihre Altersgrenze erreicht haben; es wäre also nicht ausgeschlossen, daß diese erhöhte Azidität des Kernes einen Ausdruck für eine beginnende Abnahme der Vitalität des Stammes darstellt. —

Neben diesen Befunden allgemeiner Art zeigt die Kolonne 16 die Eigentümlichkeit, daß sowohl bei der Fichte als bei der Tanne der Kern und der Splint in den Monaten Januar—April durchschnittlich eine saurere Reaktion aufweisen als in den übrigen Monaten. Es beträgt nämlich die mittlere Reaktion der Monate Januar—April beim Fichtenkern pH 4,66 $\pm$ 0,122 (gegenüber pH 4,94 $\pm$ 0,44 in den übrigen Monaten), beim Fichtensplint pH 4,83 $\pm$ 0,117 (gegenüber pH 5,23 $\pm$ 0,053), beim Tannenkern pH 5,35 $\pm$ 0,079 (gegenüber pH 5,51 $\pm$ 0,051) und beim Tannensplint pH 5,03 $\pm$ 0,069 (gegenüber pH 5,23 $\pm$ 0,033). Die mittlere Reaktion des Stammholzes scheint also zur Zeit des Erwachens aus der Vegetationsruhe bei der Fichte um pH 0,3 — 0,4 und bei der Tanne um

pH 0,2 saurer zu sein als während der übrigen Jahreszeit. Es scheint also, daß, wie schon aus der Betrachtung der Kolonne 5 geschlossen werden konnte, sowohl bei der Fichte als bei der Tanne das Reifholz (der „Kern") in gleicher Weise, nur vielleicht in geringerem Maße, am Lebensrhythmus teilnimmt wie das Jungholz (der „Splint"). Da immerhin wegen des verhältnismäßig großen Schwankungsbereiches der einzelnen Werte und des dadurch bedingten großen mittleren Fehlers der Differenzen der absolute Betrag des Januar—April-Ausschlages aus der Kolonne 16 nicht zuverlässig ermittelt werden kann, so muß für eine Diskussion dieser Frage erst die Untersuchung einer größeren Zahl von Stämmen abgewartet werden.

Als ganzes genommen führen jedenfalls diese Untersuchungen zum Schluß, daß bei der Tanne und bei der Fichte der Kern (das Reifholz) im Stoffwechsel und im allgemeinen Lebensrhythmus des Baumes nicht die passive Rolle spielt, die man ihm zuweilen zugedacht hat; ferner, daß für den Stamm von 120jährigen Bäumen der Begriff der Winterruhe unter den klimatischen Verhältnissen des schweizerischen Mittellandes nur in beschränktem Maße zutrifft; ferner, daß der Chemismus des Stammes in den verschiedenen Lebensaltern des Baumes ein unterschiedlicher ist; und endlich, daß wir heute überhaupt noch gar nicht imstande sind, den lebenden Baum, im besonderen seinen Stamm, in so hohem Maße als eine biologische Einheit aufzufassen, wie wir es tun müßten, wenn wir den tatsächlichen Verhältnissen gerecht werden wollten.

Zitierte Literatur.

Bauer, H., 1910. Stoffbildung und Stoffaufnahme in jungen Nadelhölzern. (Naturwiss. Zeitschr. Land- u. Forstwirtsch., **8**, S. 457—498.)

Burger, H., 1925. Holz-, Laub- und Nadeluntersuchungen. (Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen, S. 266—273, S. 310—321.)

—, 1926. Untersuchungen über das Höhenwachstum verschiedener Holzarten. (Mitteil. schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen, **14**, S. 29—158.)

Engler, A., 1903. Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. (Mitteil. schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen, **7**, S. 247—317.)

Fabricius, L., 1905. Untersuchungen über den Stärke- und Fettgehalt der Fichte auf der oberbayrischen Hochebene. (Naturwiss. Zeitschr. Land- u. Forstwirtsch., **3**, S. 137—176.)

Fischer, A., 1891. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Jahrb. wiss. Bot., **22,** S. 73—160.)

Friedrich, J., 1897. Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. (Mitteil. forstl. Versuchswesen Österreich, **22,** S. 1—160.)

Fuchs, W., 1926. Die Chemie des Lignins. Springer, Berlin, 327 S.

Gäumann, E., 1927. Der jahreszeitliche Verlauf des Kohlehydratgehaltes im Tannen- und Fichtenstamm. (Vorl. Mitteil.) (Ber. Deutsch. bot. Ges., **45,** S. 591—597.)

Grete, A., 1909. Bestimmung der Phosphorsäure in saurer Lösung mit alkalischer Molybdatlösung und Leim. (Ber. Deutsch. chem. Ges., **42,** S. 3106—3115.)

Hägglund, E., 1928. Holzchemie. Leipzig, 275 S.

König, J. und Becker, E., 1919. Die Bestandteile des Holzes und ihre wirtschaftliche Verwertung. (Zeitschr. angew. Chemie, **32,** I, S. 155—160.)

Leclerc du Sablon, M., 1904. Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres. (Rev. gén. de bot., **16,** p. 341—368, p. 386—401.)

Mer, E., 1891. Répartition hivernale d'amidon dans les plantes ligneuses. (C. r. Ac. sc., **112,** p. 964—966.)

Michel-Durand, E., 1917. Variation des substances hydrocarbonées dans les feuilles. (Thèse Fac. sc. Paris, 184 p.)

Münch, E, 1927. Bau und Leben unserer Waldbäume, begr. v. Büsgen. Jena, 426 S.

Ramann, E. und Bauer, H., 1912. Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffe von Baumarten während einer Vegetationsperiode. (Jahrb. wiss. Bot., **50,** S. 67—83.)

Rippel, A., 1921. Untersuchungen über die Mobilisation der Aschenbestandteile und des Stickstoffs in Zweigen beim frühjahrlichen Austreiben. (Biochem Zeitschr., **113,** S. 125—144.)

—, 1923. Über die Mobilisation der Mineralstoffe und des Stickstoffs aus Holz und Rinde beim frühjahrlichen Austreiben. (l. c., **135,** S. 518—531.)

Rosenberg, O., 1896. Die Stärke der Pflanzen im Winter. (Bot. Zentralbl., **66,** S. 337—340.)

Schmitz, B., 1912. Eine neue Methode zur titrimetrischen Kalibestimmung in Düngemitteln. (Chem. Ztg., **36,** S. 842.)

—, 1213. Nachtrag zur titrimetrischen Kalibestimmung. (l. c., **37,** S. 877.)

Tuttle, G. M., 1919. Induced changes in reserve materials in evergreen herbaceous leaves. (Ann. Bot., **33,** S. 201—210.)

—, 1921. Reserve food materials in vegetative tissues. (Bot. Gaz., **71,** p. 146—151.)

Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Gattungen Aspergillus und Penicillium.

I. TEIL[1])

Aspergillus-Arten.

Von **W. Schwartz.**

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Arten der Gattungen Aspergillus und Penicillium gehören mit zu den verbreitetsten Pilzen. Die Literatur, die ihre Systematik, ihre biochemischen Eigenschaften und ihre praktische Bedeutung behandelt, ist außerordentlich groß. Um so mehr fällt es auf, daß man über ganze Abschnitte ihrer Entwicklung, nämlich über die Bildung der Sklerotien und Perithecien, noch ziemlich im unklaren ist. Vor allem fehlt es an einer entwicklungsphysiologischen Untersuchung dieser Vorgänge, die in vielen Fällen auch die Voraussetzung zu einer entwicklungsgeschichtlichen Bearbeitung ist. Nur für die Perithecienbildung bei Eurotium repens de Bary ist eine umfassendere Darstellung vorhanden, die wir Klebs verdanken. Wie die Tabellen 1 und 2 zeigen, sind die übrigen in der Literatur verstreuten positiven Angaben für die meisten Arten recht widerspruchsvoll.

In einigen Fällen sind diese Widersprüche durch ungenügende Methodik und durch die Schwierigkeiten der Artumgrenzung bedingt, die manche Forscher unter gleichem Namen Verschiedenes untersuchen ließ. Zahlreiche Angaben — namentlich älteren Datums — sind daher mit Vorsicht aufzunehmen. Außerdem kann auch tatsächlich das Verhalten ein und derselben Art in Stämmen verschiedener Herkunft unterschiedlich sein.

1) Die Arbeit wurde im April 1928 als Habilitationsschrift zur Erlangung der Venia legendi für Botanik von der chemischen Abteilung der Technischen Hochschule Karlsruhe angenommen. Referent: Herr Geheimrat Prof. Dr. L. Klein; Korreferent: Herr Prof. Dr. L. Jost in Heidelberg.

Tab. 1.

Perithecien mit kontinuierlicher Entwicklung	Perithecien mit diskontinuierlicher Entwicklung	Steril bleibende Sklerotien
A. glaucus Link: De Bary, 1854, 1870 Brefeld, 1881 Siebenmann, 1883 Elving, 1890 Klebs, 1896 Fraser u. Chambers, 1907 Dale. 1909 Mangin, 1913 Thom u. Church, 1926	**A. niger van Tieghem:** Brefeld, 1875 Van Tieghem, 1877	**A. niger van Tieghem:** Van Tieghem, 1877 Wilhelm, 1877 Brefeld, 1881 Wehmer, 1897, 1901 Thom u. Church, 1926
A. nidulans (Eidam) Winter: Eidam, 1883 Schmidt, 1897 Saito, 1904 Vuillemin (pseudo-nidulans), 1904 Thom u. Church, 1926	**A. nidulans (Eid.) Winter:** Thom u. Church, 1926 (Stamm 4110 u. 4138 T 11)	**A. flavus Link:** Wilhelm, 1877 Brefeld, 1881 (?) Thom u. Church, 1926
A. fumigatus Fresen.: Behrens, 1892 (?) Grijns (pseudo-nidulans?), 1903 Wehmer (Fischeri), 1907 Dangeard, 1907 Bainier u. Sartory (fumigatoides), 1909 Domaradsky (Fischeri), 1908 Thom u. Church (Fischeri), 1918, 1926 Sartory, 1926		**A. ochraceus Wilhelm:** Wilhelm, 1877 Blochwitz, 1923 Thom u. Church, 1926
A. Wentii Wehmer: Went (bei Wehmer 1901) (?) Bezssonoff, 1918, 1919		**A. fumigatus Fresen.:** Siebenmann, 1883
A. oryzae (Ahlb.) Cohn: Bezssonoff, 1920 Zikes, 1922		**A. oryzae (Ahlb.) Cohn:** Klöcker, 1895 Saito, 1907 Thom u. Church, 1926
A. candidus Link: Eichelbaum (albidus), 1906 Bezssonoff, 1920		**A. Rehmii Zukal:** Saito, 1907 (flavus?)
A. Rehmii Zukal: Zukal, 1893		**A. Wentii Wehmer:** Thom u. Church, 1926
		A. candidus Link: Thom u. Church, 1926

Tab. 2.

Perithecien mit kontinuierlicher Entwicklung	Perithecien mit diskontinuierlicher Entwicklung	Steril bleibende Sklerotien
P. luteum Zukal: Zukal, 1889 Wehmer, 1893, 1897 Thom, 1910 Derx, 1925	**P. glaucum Link:** Brefeld, 1873; 1874; 1875; 1881 Zukal, 1888; 1889 Guéguen, 1898 Sopp, 1912 Biourge (P. Zukalii), 1925	**P. glaucum Link:** Léveillé, 1840? De Bary, 1884 Winter, 1887 Schroeter, 1908
P. insigne Winter: Schröter, 1893 Claussen, 1920	**P. candidum Link:** Morini, 1888	**P. italicum Wehmer:** Wehmer, 1894; 1896 Thom, 1910 Westling, 1911 Biourge, 1923
P. Wortmanni Klöcker: Klöcker, 1903 Derx, 1925	**P. italicum Wehmer:** Schwartz, 1926	
P. vermiculatum Dang.: Dangeard, 1907 Derx, 1925		
P. glaucum Link: Bezssonoff, 1918/19		
P. candidum Link: Gäumann, 1926		

I.

Betrachten wir die Umstände, die nach früheren Beobachtungen zur Sklerotien- oder Perithecienbildung führen, so sind es in gut analysierten Fällen häufig quantitative Abstufungen allgemeiner Lebensbedingungen, die auf Wachstum, ungeschlechtliche und „geschlechtliche" Vermehrung verschieden einwirken. In der Mehrzahl der Fälle geben jedoch die mitgeteilten Beobachtungen nicht ein Bild der tatsächlichen Entstehungsbedingungen, sondern sind von unkontrollierten Zufälligkeiten abhängig gewesen; so finden sich z. B. oft nur Angaben über das Substrat mit dem Bemerken, daß damit eine Regelmäßigkeit der Fruchtkörperbildung noch nicht gewährleistet sei. Wir wollen im folgenden möglichst vollständig die Faktoren zusammenstellen, von denen man einen Einfluß auf die Perithecien- oder Sklerotienbildung vermutet hat.

— Es erübrigt sich dagegen, bei den einzelnen Faktoren sämtliche Arten aufzuzählen, für die sich Angaben in der Literatur finden, schon aus dem Grund, weil viele infolge ungenauer Beschreibung kaum zu identifizieren sind.

Die Arten, bei denen man bisher nur sterile Sklerotien ohne sichere nachträgliche Ascusbildung gefunden hat, sollen mit betrachtet werden, da sie durch neue Funde jederzeit einen Platz in der zweiten oder — was unwahrscheinlicher, aber auch durchaus möglich ist — in der ersten Gruppe finden können.

1. **Licht** verzögert nach Elving (1890) und Klebs (1896) die Perithecienbildung bei A. glaucus.

2. **Temperatur.** Nach Sopp (1912) begünstigen niedere Temperaturen bei Penicillium-Arten die Entstehung der Perithecien. Bezssonoff (1918—20) erblickt in der Temperatursenkung einen komplementären Reiz. Hohe Temperatur fördert bei A. glaucus (Siebenmann 1883, Elving 1890, Klebs 1896), ferner bei A. nidulans (Schmidt 1897).

3. **Wassergehalt des Substrates und Luftfeuchtigkeit.** Hoher Wassergehalt des Substrates und der Luft wirken bei A. glaucus günstig auf die Perithecienbildung ein (de Bary 1854, Klebs 1896).

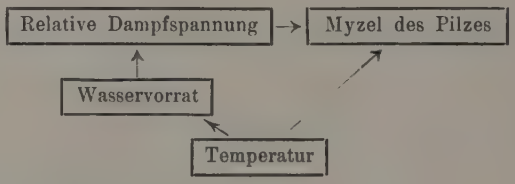
Wie Klebs schon betont hat, ist beim Wassergehalt der Luft stets die relative Dampfspannung maßgebend. Unter Beachtung der Beziehungen, die zwischen der Konzentration einer Salzlösung und der Dampfspannung über dieser Lösung bestehen, sind wir jetzt in der Lage, unsere Versuchsbedingungen wesentlich genauer einzustellen und vor allem den Einfluß von Temperatur und willkürlich erzeugten relativen Dampfspannungen getrennt zu untersuchen.

Bekanntlich versteht man unter relativer Dampfspannung oder relativem Dampfdruck den Quotienten aus der bei t^0 tatsächlich in der Luft vorhandenen Wasserdampfmenge und der größtmöglichen Menge, die bei dieser Temperatur überhaupt vorhanden sein kann. Stellen wir unsere Versuche ohne besondere Vorsichtsmaßregeln an, so sind wir stets von der rel. Dampfspannung unseres Arbeitsraumes oder des Thermostaten abhängig, die ihrerseits wieder von der Temperatur und den Wasservorräten beeinflußt wird. Um nun die Wirkung von rel. Dampfspannung und Temperatur getrennt untersuchen zu können, verfahren wir ähnlich wie Walter (1924 u. 1926) beim Studium der Beziehungen zwischen Plasmaquellung und Wachstum, und Waldersdorf (1924) bei Untersuchungen über Wachstum von Pilzmyzelien und Pollenschläuchen bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Wir schaffen uns in Gestalt eines allseits geschlossenen Dampfraumes gewissermaßen eine künstliche, vom Feuchtigkeitsgehalt der Außenluft unabhängige Atmosphäre. Befindet sich in diesem Raum ein Vorrat von destilliertem Wasser, so ist ein Gleichgewichtszustand erreicht, wenn der zur herrschenden Temperatur gehörende Sättigungsdruck

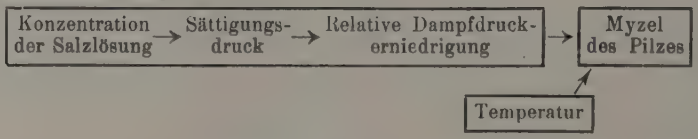
p sich eingestellt hat. Ändert sich die Temperatur, so ändert sich auch dieser Sättigungsdruck. Dieselben Verhältnisse sind gegeben, wenn sich an Stelle des destillierten Wassers eine Kochsalzlösung von bestimmter Konzentration befindet; nur ist bei entsprechenden Temperaturen der jetzt herrschende Dampfdruck p_1 stets niedriger als im ersten Fall, da ja der Dampfdruck einer Lösung niedriger ist als der des reinen Lösungsmittels. Konstant und (innerhalb unseres Versuchsgebietes) unabhängig von der Temperatur ist dagegen der Quotient $\frac{p'}{p}$ (relative Dampfdruckerniedrigung). Wir ersetzen also im Experiment die rel. Dampfspannung durch die gleichwertige rel. Dampfdruckerniedrigung.

Im Freien sind wir von der Temperatur und vom Vorrat an flüssigem Wasser abhängig, daraus resultiert die rel. Dampfspannung. In unseren Versuchsreihen ändern wir experimentell die Menge des verfügbaren Wasserdampfes, indem wir für jede Kultur eine andere Salzkonzentration wählen. Lassen wir verschiedene Temperaturen einwirken, so hebt der Wasservorrat der Salzlösung jeden Einfluß der Temperatur auf die Luftfeuchtigkeit auf. Der einzige Angriffspunkt der Temperatur bleibt dann die unmittelbare Wirkung auf den Pilz. Es bestehen also Beziehungen zwischen folgenden Größen:

Im Freien:



Im geschlossenen Dampfraum:



Waldersdorf arbeitete mit feuchten Kammern. Walter benutzte außerdem Glasschalen mit Schwefelsäure-Wasser-Gemischen, die man mit gleichem Erfolg an Stelle von Salzlösungen verwenden kann. Eine Zusammenfassung von Konzentrations- und dazu gehörenden Dampfspannungswerten für Schwefelsäure findet man bei Walter (1926) und für Kochsalz bei Diterici (1924).

Der Vorrat an Salzlösung muß im Verhältnis zum Luftraum und zur Menge des Nährsubstrates genügend groß sein. Der osmotische Druck im Substrat sollte von vornherein möglichst dem Konzentrationswert der Salzlösung entsprechen, das wird meist nicht der Fall sein, so daß allmählich ein Ausgleich erfolgen muß. Bei feuchten Kammern ist er rasch erreicht, schwieriger werden die Verhältnisse, wenn der Luftvorrat der feuchten Kammer für die Atmung des Pilzes ungenügend ist oder das Deckgläschen nicht zur Unterbringung der nötigen Nährstoffmenge ausreicht. Nach vielfachen Versuchen habe ich in solchen Fällen Exsikkatoren oder Glasschalen mit eingefettetem Rillendeckel und eingesetzten Kristallisierschalen benutzt.

Geringe Abweichungen von der theoretisch zu erwartenden rel. Dampfspannung werden natürlich stets auftreten, namentlich in der Nähe des wachsenden Myzels. Größere Bedeutung haben sie nur, wenn es sich darum handelt, die Grenzwerte für irgendwelche Wachstumsvorgänge festzulegen. Vor allem ist es nötig, zur annähernden Erreichung einer rel. Dampfspannung von 100%, die Glasschale, in der das Kulturgefäß steht, mit feuchtem Filtrierpapier auszukleiden.

Die Versuche können nun in verschiedener Weise ausgeführt werden:

a) Das Substrat wird unmittelbar vor dem Einsetzen in den Dampfraum geimpft. In diesem Fall haben wir die Möglichkeit, durch geeignete Konzentration der Salzlösung den Einfluß einer allmählichen Änderung des Wassergehaltes im Substrat zu beobachten.

b) Das sterile Substrat steht einige Tage im Dampfraum, bis man annehmen kann, daß der Gleichgewichtszustand erreicht ist, dann erst wird es geimpft. In diesem Fall ist der Pilz vom Beginn seiner Entwicklung an einer bestimmten Dampfspannung ausgesetzt. —

Klebs' (1896) Versuche, die Substratoberfläche mit einer Kollodiumhaut zu überziehen und so den Wassergehalt von Substrat und Luft unabhängig voneinander zu untersuchen, sind insofern unzureichend, als eine dünne Kollodiumhaut für die Wasserdiffusion wohl nur für kurze Zeit und bei geringen Unterschieden ein Hindernis bilden dürfte.

4. **Jahreszeit.** Die vorhandenen Angaben sind sehr unbestimmt. Brefeld (1881) glaubt auf Grund 6jähriger Beobachtungen, daß bei A. niger und vielleicht auch flavus die Sklerotienbildung an den Herbst (August bis September) gebunden ist. Ebenso soll A. glaucus hauptsächlich im Herbst Perithecien bilden.

Cohn hat bei A. nidulans im Herbst wiederholt reichlich Perithecien beobachtet, in anderen Fällen waren zur selben Jahreszeit alle Versuche vergebens.

Endlich weist Sopp (1912) darauf hin, daß bei der Gattung Penicillium in vielen Fällen eine Beziehung zur Jahreszeit wahrscheinlich ist: besonders günstig ist das Frühjahr, weniger geeignet der Herbst.

5. **Ernährung.** Hier handelt es sich besonders häufig um Angaben, die einer Nachprüfung nicht standgehalten haben, da allein mit der Beschreibung des Substrates, auf dem Sklerotien oder Perithecien beobachtet wurden, keineswegs gesagt ist, daß damit auch die Bedingungen ihres Auftretens erfaßt sind. In diese Gruppe gehören ferner die Hypothesen von Brefeld und Bezssonoff.

a) Sauerstoff. Bei P. glaucum hat Brefeld (1874) durch Beschränkung der Sauerstoffzufuhr bei geringer Konidienaussaat (möglichst nur eine Konidie) und guter Ernährung auf Brot + Pflaumensaft Sklerotien erhalten. Eine Nachprüfung ist dadurch erschwert, daß man Brefelds P. glaucum nicht wiedergefunden hat. Anwendung der Brefeldschen Methode bei verschiedenen grünen Arten hat bisher fast

nur Mißerfolge gebracht, so berichten z. B. Thom (1910), Sopp (1912), Westling (1912), Biourge (1925).

Auch meine eigenen Versuche auf verschiedenen Brotsorten mit einigen grünen Penicillien der Weihenstephaner Sammlung (P. 9, 16, 17), ferner mit P. digitatum Sacc. und P. expansum Thom verliefen negativ.

Seit Brefeld ist wiederholt auf einen Einfluß des Sauerstoffmangels hingewiesen worden. Nach Wilhelm (1877) ist bei A. ochraceus, niger und flavus unter ähnlichen Kulturbedingungen wie bei Brefeld ebenfalls Sauerstoffmangel wirksam. Nach Klebs (1896) scheint bei A. repens ebenfalls Sauerstoffmangel die Perithecienbildung günstig zu beeinflussen. Endlich hat Bezssonoff (1918–20) nach Ergebnissen an P. glaucum, A. Wentii, candidus, oryzae und einigen anderen Pilzen eine Hypothese der Sexualitätsauslösung durch Hemmung der Oxydationsvorgänge aufgestellt. Bei ihm wird der Sauerstoffmangel durch Kultur auf Zuckergelatine oder in hochkonzentrierten Zuckerlösungen hervorgerufen; ferner soll zur Hemmung der Oxydationsvorgänge ein Temperaturwechsel von Brutofen- auf Zimmertemperatur beitragen. Bezssonoff müßte zuerst einmal beweisen, daß bei Verwendung hoher Zuckergaben tatsächlich die Erschwerung der Sauerstoffversorgung und nicht osmotische oder unmittelbar ernährungsphysiologische Einflüsse wirksam sind. Wir brauchen nicht weiter auf diese Fragen einzugehen, da eine Nachprüfung auch unter genauer Befolgung von Bezssonoffs Vorschriften nirgends zu einer Bestätigung seiner Angaben geführt hat. Soweit noch die mutmaßlichen Originalkulturen in Frankfurt zu erlangen waren, wurden diese zu den Versuchen benutzt (A. Wentii, P. glaucum), ferner P. Schneggii (mit Koremien), A. candidus, oryzae, und ein Acaulium (V 50 Weihenstephan). Ein Teil der Kulturen stand dauernd bei Zimmertemperatur (etwa 17° C), der andere Teil wurde 8 Tage bei 25 oder 35° C im Thermostaten gehalten, dann auf 13° C und nach weiteren 10 Tagen noch auf 8° C abgekühlt. Die Kulturen blieben bei dieser Temperatur einige Tage und standen dann wieder im Thermostaten bei 25° C. Die Versuchsdauer betrug etwa 2 Monate. Die Saccharosekonzentrationen waren 10, 20, 48,7 und 60%. Die Kulturen zeigten nichts Bemerkenswertes, Farbstoff- und Myzelbildung schwankten bei einzelnen Arten etwas, aber das Myzel trat nie in kleinen deutlich umgrenzten Flocken auf. Weder makroskopisch noch mikroskopisch wurden Perithecien oder Ansätze zu ihrer Bildung gefunden. Auch Bezssonoffs Photogramme sind übrigens nicht völlig eindeutig. Sie geben alle nur ziemlich junge Stadien der

angeblichen Perithecienentwicklung wieder. Angaben über reife Ascosporen fehlen vollständig.

Zikes (1922) knüpft an die Beobachtungen Bezssonoffs an und erhält bei A. oryzae durch jahrelange Kultur auf stark zuckerhaltigen Böden erst eine Zunahme der Sklerotien und schließlich sogar Perithecien. Eine Kritik ist bereits durch Thom (1926) erfolgt.

b) Tanninhaltige Stoffe. Van Tieghem fand 1877 die Sklerotien des A. niger auf Galläpfelstücken. Auf Galläpfeln und Eichenrinde bilden auch Zukals Arten P. luteum (1889) und A. Rehmii (1893) Perithecien. Bei der zweitgenannten Art erfolgt Perithecienbildung auch dann, wenn man den Pilz auf Schwarzbrot kultiviert, das mit einer 10%igen Tanninlösung getränkt war. Von P. luteum hat Wehmer (1897) Perithecien auf Korken von Rotweinflaschen gefunden.

c) Früchte, also saure, an löslichen Kohlehydraten reiche Substrate, werden mehrfach erwähnt. Besonders typisch ist das Verhalten von P. italicum: Sklerotien treten fast regelmäßig auf Zitronen und Orangen auf.

Auch Zukals P. crustaceum bildet Sklerotien auf Zitronen- oder Orangenschalen (1889). Für dieselbe „Art" finden wir noch Angaben bei de Bary, nach dessen Beobachtungen Sklerotien auf Weintrebern entstehen und bei Schroeter (1908), der sie in großen Mengen auf „Mazerationsflüssigkeit" von Zuckerrüben gezüchtet hat. Lagerheim hat 1903 einen Sterigmatocystis von Feigen beschrieben, bei dem Sklerotienbildung auf kohlehydratreichen Nährböden erfolgt. P. luteum bildet nach Thom (1910) in wenigen Tagen Perithecien auf zuckerreichen Substraten, z. B. auf Äpfeln.

d) Brot. Brefeld erreichte mit der bereits erwähnten Methode der Sauerstoffbeschränkung auf Brot bei P. glaucum (1874) und A. niger (1881) Sklerotienbildung. Wilhelm (1877) benutzte ebenfalls Brot, bemerkt jedoch, daß selbst in Parallelversuchen die Ergebnisse schwankend sind (A. niger, ochraceus, flavus). Brot mit 10%igem Pflaumendekokt ist auch für A. nidulans ein günstiges Substrat (Schmidt 1897).

e) Stärkereiche Substrate. Guéguens Versuche mit P. glaucum hatten Erfolg bei Verwendung von Stärkekleister als Substrat (1898). P. brevicaule v. glabrum bildet Sklerotien in alten Kartoffelkulturen (Thom 1910). Auch für Sterigmatocystis alba van Tiegh. scheinen Kartoffeln und andere stärkereiche Substrate günstig zu sein (Ray 1897). Ebenso findet Sopp, daß für die Gattung Penicillium einschließlich Acaulium anscheinend Kartoffeln das geeignetste Substrat

sind (1912). In Flüssigkeitsausscheidungen und Umfärbungen der Kulturen möchte Sopp Zeichen für das Einsetzen der Fruchtkörperbildung erblicken. Leider sind sie nicht eindeutig, da beide Erscheinungen eine viel weitere Verbreitung besitzen.

f) Blätter, abgestorbene Pflanzenteile. Auf Blattrippen von gärendem Tabak fand Behrens 1892 Perithecien des A. fumigatus. P. baculatum Westl. bildet auf Blättern von Farnen, Rosen, Weiden, Birken Perithecien; P. turbatum Westl. auf Eibenzweigen (Westling 1911).

g) Mist. Bei A. nidulans treten Perithecien in Mistdekokt auf (Eidam 1883). Claussen fand 1920 die Perithecien von P. insigne auf Damwildmist. Schnegg[1]) beobachtete während des Krieges ein sklerotienbildendes Acaulium auf Pferdemist als Schädling in Champignonkulturen.

h) Für Milch als Nährlösung finden wir schließlich noch eine Angabe über A. nidulans bei Schmidt.

i) Künstliche Substrate. Ein Überblick zeigt, daß es sich um flüssige oder feste Substrate handelt, die reich an Nährstoffen sind und in den meisten Fällen als C-Quelle Zucker, als N-Quelle Pepton, Aminosäuren oder anorganisch gebundenen N enthalten.

Art	Beobachter	Substrat
P. luteum	Wehmer, 1893	Dextrose-Ammoniumnitrat-Lösung
P. kiliense	Weidemann, 1907	Dextrose + Kaliumnitrat Rohrzucker + Asparagin
P. candidum	Gäumann, 1926	Stark kohlehydrathaltige Substrate ohne nähere Angaben
Acaulium albonigrescens	Sopp, 1912	
A. nidulans	Schmidt, 1897	Dextrose, Saccharose, Laktose + Ammoniumsulfat, Ammoniumtartrat-agar
A. pseudoclavatus . . .	Puriewitsch, 1900	Zucker-Pepton-Gelatine
A. fumigatus (?) . . .	Grijns, 1903	Malz-Saccharose-Agar
A. oryzae	Saito, 1907	Rohrzucker-Pepton-Gelatine
	Zikes, 1922	Saccharose-Asparagin-Gelatine

Das gegenseitige Mengenverhältnis von Kohlenstoff- zu Stickstoffquelle scheint nach eigenen Versuchen innerhalb weiter Grenzen ohne Bedeutung für Aussehen und Verlauf der Kulturen zu sein (A. glaucus, oryzae, candidus, Wentii, ochraceus, einige grüne Penicillium-Arten).

k) Mischkultur. Sopp (1912) bringt verschiedene Beispiele für den Einfluß der Mischkultur; wirksam soll die damit verbundene

1) Nach einer mündlichen Mitteilung.

Verschlechterung der Ernährungsverhältnisse sein. Sartory (1916) beschreibt einen Aspergillus, der nur bei Gegenwart eines Bazillus der mesentericus-Gruppe Perithecien bildet.

l) Nährstoffmangel bewirkt bei vielen Pilzen das Auftreten einer höheren Fortpflanzungsform, allerdings muß eine kräftige Ernährung vorangegangen sein. So könnten vielleicht die unbestimmten Angaben Siebenmanns (1883) über die Wirkung der Raumbeschränkung bei A. flavus und A. glaucus aufgefaßt werden. Bei Sterigmatocystis alba nimmt die Sklerotienmenge mit der Erschöpfung des Substrates zu (Ray, 1897).

Versuche, Perithecien oder Sklerotien beim Überwachsen des Myzels von hochwertigen auf nährstoffarme Substrate zu erhalten, verliefen in verschiedenen Nährstoffkombinationen bis jetzt negativ (A. oryzae, candidus, einige grüne Penicillium-Arten).

6. **Bestrahlung.** A. fumigatus bildet nach A. Sartory und seinen Mitarbeitern (1926) Perithecien, wenn 5 Tage alte Kulturen auf Karottensaftgelatine[1]) der Einwirkung eines Radiumpräparates ausgesetzt werden.

7. **Spezifische Bedingungen und spezifische Struktur.** Über die Wirksamkeit spezifischer Bedingungen in der Fortpflanzungsphysiologie der Algen und Pilze hat Klebs (1904) seine Ansicht dahin zusammengefaßt, daß „es keine spezifischen äußeren formativen Bedingungen, sondern nur quantitative Änderungen der allgemeinen Lebensbedingungen gibt".

Diese modifizierte Klebssche Anschauung hat wohl auch für alle bisher besprochenen Faktoren Geltung, wenigstens deutet nichts darauf hin, daß unter ihnen eine spezifische Bedingung oder ein spezifischer Reiz für die Sklerotien- oder Perithecienbildung enthalten ist. Das ändert sich sofort mit dem Auftreten von Heterothallie. Mit der Tatsache, daß zur Fruchtkörperbildung unbedingt zwei sexuell entgegengesetzte Myzelien aufeinandertreffen müssen, ist eine spezifische Bedingung im Sinne von Klebs gegeben, die durch keine noch so günstige Kombination der allgemeinen Lebensbedingungen ersetzt werden kann. Heterothallie ist bis jetzt nur von P. luteum durch Derx (1925) bekannt geworden. Homothallie ist bei solchen Arten zu erwarten, bei denen mindestens bei einzelnen Stämmen die Fruchtkörperbildung leicht auslösbar ist. Beweisend ist natürlich erst das Verhalten der Einzellkulturen. Prüfung auf Heterothallie ist vor allem dann angebracht,

1) Saccharose 5 g NaCl 1 g Gelatine 7,5 g Karottensaft 100 ccm.

wenn die Fruchtkörperbildung überhaupt unbekannt oder sehr launenhaft ist. In diesen Fällen muß die Prüfung zunächst an Reinkulturen im gewöhnlichen Sinn — wir wollen sie im Gegensatz zu den Einzellkulturen kurz als „Vielzellkulturen" bezeichnen — ausgeführt werden. Sie sollte sich auf möglichst viele Stämme einzeln und in Kombinationen erstrecken, da ja in der Häufigkeit und Verbreitung der Geschlechter und besonders auch der sexuell kräftig reagierenden Stämme wesentliche Unterschiede bestehen können. Vor einer verfrühten Anwendung der Einzellkultur muß hier gewarnt werden.

Wesentlich erschwert werden die Verhältnisse bei den Aspergillus- und Penicillium-Arten dadurch, daß die Erscheinungen der Sexualität offenbar stark in Rückbildung begriffen sind und vielleicht im Zusammenhang damit bei vielen Arten auch die Fruchtkörper weniger leicht entstehen. So ist es z. B. auffällig, daß bei der so häufig untersuchten und so charakteristischen A. niger-Gruppe jede Bestätigung der Angaben Brefelds und van Tieghems über Ascusbildung in neuerer Zeit fehlt. Ähnliches gilt vielleicht von der Sklerotienbildung grüner Penicilliumformen. Wir müssen also wohl damit rechnen, daß bei verschiedenen Stämmen derselben Art bereits Unterschiede in der spezifischen Struktur oder mindestens eine „relative Beständigkeit der inneren Bedingungen" das Auftreten von Sklerotien oder Perithecien unmöglich machen oder sehr erschweren. Hier ist die Wahrscheinlichkeit, daß man von außen her etwas ändern kann, sehr gering.

Penicillium- und Aspergillus-Arten haben wiederholt als Versuchsmaterial zur experimentellen Auslösung von Mutationen gedient[1]). Ganz abgesehen davon, daß in keinem Fall der exakte Beweis der Erblichkeit erbracht wurde, bewegten sich die erzielten Änderungen nie in Richtung auf die Fruchtkörperbildung.

8. **Ausreifen der Sklerotien.** Unbekannt sind auch die Einflüsse, die das Sklerotium zur Weiterentwicklung anregen. Brefeld (P. glaucum 1874) und van Tieghem (A. niger 1877) beschränken sich darauf, die Sklerotien von Hyphen und Substratresten zu reinigen und bei mäßiger Feuchtigkeit aufzubewahren. Dasselbe abwartende Verfahren führt auch bei P. italicum zum Ziel (Schwartz 1926). Zu lange anhaltende Trockenheit scheint zuerst die ascogenen Hyphen zu schädigen, die übrigen Zellen sind widerstandsfähiger. Sopp (1912) möchte auch bei der Sklerotienreife eine Wirkung der Jahreszeiten fest-

1) Vgl. die Arbeiten von Schiemann (1912), Watermann (1913), Haenicke (1916), Chodat (1926).

stellen, doch scheinen selbst unter Berücksichtigung dieses Faktors die Reifevorgänge nicht regelmäßig zu verlaufen.

9. **Konidien- und Fruchtkörperbildung.** Wir finden mehrfach Angaben, daß Unterdrückung der Konidienbildung die Perithecienanlage begünstigt. Die Voraussetzung dazu muß natürlich sein, daß sich die Bedingungen für das Auftreten der beiden Fortpflanzungsformen mindestens zum Teil überdecken, sonst könnte der Wegfall der einen Fortpflanzungsform niemals die Veranlassung zur Förderung der anderen geben. Unter diesen Umständen wäre es natürlich von Bedeutung, wenn man durch spezifische Einflüsse bei sonst günstigen Wachstumsbedingungen die Konidienbildung verhindern könnte.

Tatsächlich finden sich in der Literatur Angaben, die auf solche Möglichkeiten hinzudeuten scheinen, aber bei näherer Betrachtung ergibt sich meist, daß das Fehlen der Konidienbildung Anzeichen einer allgemeinen Hemmung des Wachstums durch Giftwirkungen ist.

So bildet z. B. A. niger mit Hordenin als N-Quelle nur steriles Myzel; sorgt man jedoch für Neutralisation der Nährlösung, so wächst er zwar schlecht, aber normal. Raciborskis Thiosulfatwirkung (1905) ist auf die Giftigkeit dieses Stoffes zurückzuführen. Auch die Hemmung, die A. niger in biurethaltiger Nährlösung erfährt, ist allgemein (Boas 1918) und nicht auf die Konidienträger beschränkt.

II.

Von den in Tabelle 1 genannten Aspergillus-Arten sollen zunächst A. glaucus, nidulans, ochraceus und niger genauer auf ihre Fähigkeit zur Perithecien- und Sklerotienbildung geprüft werden. Diese Arten sind Sammelarten, zu deren Formenkreis eine große Zahl von mehr oder weniger abweichenden Unterarten gehört. Thom und Church (1926) schlagen den richtigen Weg ein, wenn sie sich bei der Systematik der Gattung Aspergillus bemühen, die zahlreichen beschriebenen Arten in größere Kreise zusammenzufassen, die sich meist um ältere „historische" Arten gruppieren. Für die Gattung Penicillium fehlt eine Bearbeitung unter besonderer Betonung dieses Gesichtspunktes, da sich Biourge 1923) in seiner Monographie unter Aufstellung zahlreicher neuer Arten auf eine Aneinanderreihung in sous-genres, sections und sous-sections beschränkt. — Man darf allerdings nicht vergessen, daß hier die Verhältnisse noch schwieriger als bei der Gattung Aspergillus liegen.

Bei der Verwendung der Autornamen richte ich mich nach Biourge und Thom. Soweit es bekannt ist, werden bei den einzelnen Stämmen Herkunft und nähere Bezeichnung angegeben. Herrn Dr.

Thom bin ich für die Bestimmung einer Anzahl Formen sehr dankbar. Kulturen verdanke ich den Herren Prof. Dr. Becker-Frankfurt, Prof. Dr. Claussen, Dr. Derx, Prof. Dr. Thaxter, Dr. Thom, Prof. Dr. Wehmer, Frl. Dr. Niethammer und dem Zentralbüro für Pilzkulturen in Baarn. Außerdem stand mir die Sammlung von Herrn Prof. Dr. Schnegg im Gärungsphysiologischen Institut der Hochschule Weihenstephan zur Verfügung. Unsere technische Assistentin, Frl. H. Rohlfs, hat mich bei der Ausführung der Versuche unterstützt.

Zur Methodik der Versuche ist im allgemeinen folgendes zu bemerken: Die drei am meisten benutzten Nährböden hatten nachstehende Zusammensetzung.

Würze- oder Malzwasseragar: Dunkle Brauereiwürze oder Malzwasser vom spez. Gew. 1,025. Agarzusatz 1,5%. Zur Bereitung des Malzwassers wurde reiner Malzextrakt[1]) in destilliertem Wasser gelöst, dann aufgekocht und filtriert. ($p_H = 5{,}2-6{,}2$.)

Sporodiniaagar: Nährstoffreicher Agar, besonders für kurzfristige Versuche. Malz- oder Würzeagar + 5 % Glukose + 0,5 % Harnstoff + 0,5 % Pepton. $p_H = 5{,}1$.

Synthetisches Substrat: Als Grundlage diente eine Nährlösung, die 0,1% Kaliumbiphosphat, 0,05 % Magnesiumsulfat, 0,03 % Kalziumchlorid und eine Spur Eisenchlorid enthielt. ($p_H = 4{,}6$.)

Bemerkungen über die Zusammensetzung von Spezialnährböden finden sich später im Text bei den einzelnen Arten. Sterilisation erfolgte stets im Dampftopf an 2 oder 3 aufeinanderfolgenden Tagen.

Die Reaktion wurde durch Verwendung gepufferter Würze variiert. Zu ihrer Herstellung wurden primäres Kaliumphosphat und sekundäres Natriumphosphat in der von Sörensen vorgeschriebenen Menge (vgl. Rona 1926) in Würze gelöst und dann gemischt. Bei Verwendung von Puffersubstanzen ist zur Erkennung chemischer Nebenwirkungen stets eine Kontrolle mit einem zweiten Puffergemisch notwendig. Dazu diente hier die Zitratmischung (n/10 HCl, n/10 NaOH, m/10 sekundäres Natriumzitrat)[2]). Die p_H-Zahl der Mischungen wurde vor Versuchsbeginn elektrometrisch festgestellt.

Feuchte Kammern. Zur Isolierung einzelner Zellen genügten hohlgeschliffene Objektträger mit darüber gelegtem Deckglas. In anderen Fällen benutzte ich Glasringe von etwa 12 mm Höhe und 22 mm Durchmesser. Die Abdichtung mit Vaseline war ausreichend, auch wenn sich die Versuche über einige Wochen erstreckten.

Neuisolierungen erfolgten mit Hilfe des Kochschen Plattenverfahrens oder durch Isolierung von Sklerotien bezw. Perithecien direkt vom natürlichen Substrat. Dagegen wurde für die Gewinnung von Einzellkulturen aus Gründen größerer Sicherheit das Lindnersche Tröpfchenverfahren benutzt.

1) Biomalz von der Firma Patermann, Teltow-Berlin.

2) Die extremen p_H-Werte der reinen Puffergemische ließen sich im alkalischen Gebiet auf diesem Weg nicht herstellen, da die Eigenpufferung der Würze zu groß ist. — Herr Dipl.-Ing. Kautzmann untersucht auf meine Veranlassung die Pufferung von Nährlösungen im Zusammenhang mit anderen Fragen.

Die Keimmyzelien lassen sich allerdings nicht so leicht wie kleine Hefekolonien abimpfen, oft bleiben sie am Deckglas hängen oder trocknen ein. Es ist ratsam, den Filtrierpapierstreifen vorm Eintauchen in das Tröpfchen etwas mit sterilem Wasser anzufeuchten und den Vorgang des Abimpfens unter dem binokularen Mikroskop zu verfolgen. —

Beim Abimpfen von Kulturen ist wegen der leicht verstäubenden Konidien besondere Vorsicht nötig. Als Hilfsmittel diente ein Impfkasten nach Küster. — Die benutzten Chemikalien stammten aus den Fabriken von Merck, Kahlbaum oder Schuchardt.

1. Aspergillus glaucus-Gruppe.

(A. glaucus Link = Eurotium herbariorum Link.)

Stamm I: Weihenstephan A 20 = A. ruber (Spiekermann u. Bremer) Thom u. Church. Isoliert im Sommer 1926 aus alten Phycomyceskulturen.

„ II: Weihenstephan A 5 = A. repens (Corda) Saccardo.

„ III: Isoliert im Herbst 1927 aus einem Granatapfel, dessen Samen, Scheidewände usw. dicht mit gelben Perithecien bedeckt waren.

„ IV: Claussen A 3.

„ V: Claussen A 5.

„ VI: Claussen Südafrika (Werdermann).

1854 De Bary: Feuchtigkeit und gute Ernährung begünstigen zwar die Perithecienbildung, lösen sie jedoch nicht mit Sicherheit aus.

1877 Van Tieghem: Durch zeitweise Trockenheit kann man künstlich das Ausreifen der Perithecien verhindern und einen „Sklerotialzustand“ in die sonst kontinuierlich verlaufende Entwicklung einschieben.

1871 Brefeld: Perithecien entstehen hauptsächlich im Herbst.

1887 Siebenmann (repens): } Hohe Temperatur fördert die Perithecienbildung.
1890 Elving: }

1896 Klebs (repens): Auf Brot entstehen bei höheren Temperaturen (28—29 °) stets Perithecien, auch auf den (sehr günstigen) hochprozentigen Dextrinlösungen entscheidet die Temperatur über die Fruchtform. Gegen wasserreiche Substrate sind die P. weniger empfindlich als die Konidienträger; in Zuckerlösungen liegt daher die untere Grenze ihres Auftretens niedriger als für die Konidienträger. Gegen trockene Luft sind sie empfindlicher als diese. Die Menge der vorhandenen Nährstoffe hat für die Auslösung der P.-Bildung wenig Bedeutung. Zwischen 12 und 22° C beobachtet man im allgemeinen P. nur auf Brot, das in Glasschalen eingepreßt ist (mechanische Behinderung der Konidienträgerbildung, geringere Empfindlichkeit der P.-Anlagen gegen Sauerstoffmangel?). Licht wirkt mindestens hemmend. Ein spezifischer Reiz ist unbekannt, wenn man nicht bedingt der hohen Temperatur eine solche Rolle zusprechen will.

1910 Mangin: Nach den Temperaturansprüchen und der Größe der Ascosporen werden zwei Hauptgruppen von Formen aufgestellt. Das Temperaturoptimum für P.-Bildung liegt stets über dem Wachstumsoptimum. P. entstehen besonders auf zuckerreichen Substraten, wie Karotten- oder Bohnenabkochung + 10 % Glyzerin oder 20 % Glukose.

1926 Thom u. Church: Auf eiweißreichen Substraten (Fleisch) entstehen nur Konidienträger. Vertreter der glaucus-Gruppe kommen häufig in Nüssen vor und bilden hier auch Perithecien. Auffällig ist die weitgehende Anpassungsfähigkeit an geringe Feuchtigkeit, die auch ein Vorkommen auf gesalzenem Fleisch, stark gezuckerten jams zuläßt. In Getreidemehl treten Formen dieser Gruppe als erste Schädlinge auf, sowie der Wassergehalt des Substrates über 12,5—13% steigt. Auch P. können in solchen Fällen auf trockenen Substraten entstehen.

Bei der weiten Verbreitung der Perithecien hat es keine Bedeutung, die in der Literatur verstreuten Angaben über geeignete Substrate zusammenzustellen. Hier wie in den meisten anderen Fällen liegen die wirksamen Bedingungen weniger in der Zusammensetzung des Substrates als in der Abstufung allgemeiner Faktoren.

Alle untersuchten Stämme sind, wie es nicht anders zu erwarten war, homothallisch: sowohl Kolonien aus einzelnen Konidien wie aus einzelnen Ascosporen bildeten bei geeigneten Bedingungen Perithecien.

Aus Klebs' Versuchen geht hervor, daß vor allem Feuchtigkeit und Temperatur eine Rolle bei der Bestimmung der Fruchtform spielen. Nach den ergänzenden Beobachtungen von Thom und Church scheinen indessen die Feuchtigkeitsansprüche der Perithecien bei den einzelnen Rassen recht verschieden zu sein. Es soll daher vor allem der Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur mit der auf S. 389 beschriebenen Methode untersucht werden. Dazu genügen hier feuchte Kammern mit festem Substrat. Auf flüssigem Substrat (Würze) ist die Zahl der Perithecien geringer und das Ausreifen schlechter, besonders wenn die Bedingungen für ihr Auftreten weniger günstig werden. Kontrollversuche wurden außerdem mit größeren Substratmengen ausgeführt. Das Gleichgewicht zwischen Konzentration des Substrates und Feuchtigkeitsgehalt des Luftraumes stellt sich bei Verwendung feuchter Kammern sehr rasch ein: schon nach einigen Minuten kann man die Volumabnahme über konzentrierteren Salzlösungen beobachten. Zur Aussaat diente bei allen Versuchen ein Gemisch von Konidien und Ascosporen, deren Alter zwischen 3 Wochen und 10 Monaten schwankte, ohne daß damit eine Beeinflussung der Ergebnisse verbunden war. Andere Versuche hatten gezeigt, daß auch der Ursprung einer Kolonie aus einer Konidie oder aus einer Ascospore ohne Einfluß auf ihre spätere Ausbildung ist.

Die Tabellen 3—5 geben einen Überblick über diese Versuche, bei denen außer Temperatur und Feuchtigkeit auch Substrat, Reaktion und Belichtung variiert wurden.

Tab. 3. A. glaucus II. Einfluß von Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf die Perithecienbildung.
(Die Kulturen waren verdunkelt.)

Nr.	Stamm	Substrat	Temperatur	Geprüfte Dampfspannungswerte in %	Bereich der Perithecienbildung	Bemerkungen
2a, b, c	II	Brotscheiben mit Würze oder Leitungswasser getränkt, in offenen Petrischalen im Exsikkator	25° C	100—98,4—96,7 95—93,4—90—88—87—86—85%	100—86%	12. 12. 25 bis 15. 1. 26 Substrat sofort beim Einstellen in den Dampfraum geimpft
2d	II	Je 3 ccm Würzeagar in Petrischale im Exsikkator	25° C	100—95—90—88—87—86—85%	100—95% (90%)	19. 1.—4. 2. 26 Die Petrischalen mit dem sterilen Substrat stehen vorm Impfen 4 Tage lang im Dampfraum
6, 7, 8	II Aspo 4 u. Ko 3	Würzetröpfchen oder Würzeagar in feuchten Kammern	18° C	100—99—98,4—96,7—95,2—93,4 91,6—89,9—88,1 86,4—82,8—79,7% u. gesättigte Lösung	99—89,9	Auf dem Boden der feuchten Kammer etwa 1,5 ccm NaCl-Lösung bzw. destill. Wasser

In den Versuchen 2a—c (Tabelle 3) überwiegt bei 100—95% relativer Dampfspannung die Perithecienbildung so stark, daß die Brotscheiben gelb aussehen und man erst unter dem binokularen Mikroskop einzelne Konidienträger findet. Von 93,4% an nimmt die Menge der Konidienträger mehr und mehr zu. Die untere Grenze für die Perithecien liegt hier erst bei 86%; in Versuch 2d herrschten die Perithecien zwar auch bis 95% vor, aber schon bei 90% werden nur noch einzelne angelegt, die nicht mehr ausreifen. Dieser Unterschied ist nicht etwa durch den abweichenden Nährboden bedingt, sondern dadurch, daß hier das Substrat erst bis zum Ausgleich des Wassergehaltes im Dampfraum stand, ehe es geimpft wurde, außerdem war zur Beschleunigung des Ausgleichs seine Menge sehr gering bemessen.

Beim Brot ist der Feuchtigkeitsgehalt zunächst so groß und das Verhältnis von Volumen zu freier Oberfläche für die letztere so ungünstig, daß in den ersten Tagen in der Nachbarschaft des Substrates selbst für die Perithecienbildung die Luft genügend feucht bleibt.

Die Versuche mit kleinsten Substratmengen (Tabelle 3, Nr. 6, 7, 8) zeigen mit 2 d gute Übereinstimmung. In allen Fällen, wo, wie hier, für einen raschen Ausgleich der Feuchtigkeit gesorgt wird, fehlen bei 100% die Perithecien; außerdem ist das Wachstum abnorm, viele Hyphen platzen und bei höheren Temperaturen entstehen oft nur Keimmyzelien. Das Volumen der Würzetröpfchen vergrößert sich stark in diesem Grenzfall dadurch, daß große Wasserdampfmengen aufgenommen werden. Bei Versuchen mit größeren Substratmengen fehlen diese Erscheinungen, da es hier offenbar nicht gelingt, an der Oberfläche des Substrates 100% zu erzeugen. Eine geringe Senkung der Feuchtigkeit auf 99% genügt, um die normale Entwicklung der Perithecien zu ermöglichen, während bei den Konidienträgern noch häufig die Sterigmen zu kleinen Myzelien auswachsen.

Das Optimum für die Perithecien liegt für Stamm II etwa bei 98,4—96,7% relativer Dampfspannung, die Unterschiede in diesem Bereich sind gering. Von 95,2% an werden die Perithecien kleiner und ihre Zahl nimmt stark ab und bei 89,9% reifen sie nur noch vereinzelt aus. Die Konidienträger entstehen von 96,7—86,4% reichlich. Bei 82,8% ist ihre Zahl schon geringer und bei 79,7% fehlen sie. Keimung und Wachstumsgeschwindigkeit verzögern sich allmählich mit sinkender Feuchtigkeit. Bei 86,4% sind nach 7 Tagen Keimmyzelien vorhanden, bei 82,8% wachsen nach diesem Zeitraum erst die Keimschläuche aus. Bei 79,7% entsteht in 21 Tagen ein kurzgliedriges dickwandiges Keimmyzel, das durch seine gelbe Färbung und starke

Tabelle 4. A. glaucus. Vergleich der Perithecienbildung bei verschiedenen Temperaturen unter Beachtung der rel. Dampfspannung. (Feuchte Kammern mit Würzeagar; dunkel.)

Stamm	Rel. Dampfspannung	Temperatur		
		18° C	25° C	35° C
V	97,7 %	±±±	+ (infiz.)	0 (Keimung 0)
	89,9 %	++	+++	+−++
VI	97,7 %	±±±	++	0
	89,9 %	(+)	++	(+)
I	97,7 %	+−++	++	0 (Keimung 0)
	89,9 %	+	++	++
II Aspo 4	97,7 %	++	+++	(+)
	89,9 %	(+)	+	++
IV	97,7 %	0	+	0 (Keimung 0)
	89,9 %	(+)?	(+)	+

Lichtbrechung auffällt. Setzt man es einer Luftfeuchtigkeit von 88,1% aus, so verhält es sich wie eine Kette von Dauerzellen: fast jede Zelle wächst in den nächsten 12 Tagen zu einem kleinen Myzel aus. Über gesättigter NaCl-Lösung sind nach 21 Tagen Konidien und Ascosporen noch ungeschädigt und keimen aus, wenn man die relative Dampfspannung auf 86,4% erhöht.

Auffällig ist bei allen Stämmen die Verlagerung des Temperaturoptimums nach oben mit fallender relativer Dampfspannung; sie erfolgt bei Stamm V und VI von 18 auf 25°, bei Stamm II und IV von 25 auf 35° und bei Stamm I dehnt sich wenigstens der Bereich der Perithecienbildung bis auf 35° C aus. Hohe Temperatur bei hoher Luftfeuchtigkeit schädigt nicht allein die Entwicklung der Perithecien, sondern auch das ganze Wachstum. In 3 Fällen blieb trotz Nachimpfens die Keimung so lange aus, bis die feuchte Kammer einer niedrigeren Temperatur ausgesetzt wurde. Diese Erscheinung ist insofern unerwartet, als man eher zu der Annahme neigt, daß das Optimum der Luftfeuchtigkeit unabhängig von der Temperatur konstant bleibt. Offenbar ändern sich mit steigender Temperatur die osmotischen Verhältnisse im Myzel so, daß die Empfindlichkeit gegen hohe relative Dampfspannung zunimmt. Da in der Natur Temperatur- und Feuchtigkeitsänderungen häufig entgegengesetzt verlaufen, so kann man in der beschriebenen Eigenschaft eine Grundlage für die hohe Anpassungsfähigkeit vieler glaucus-Rassen erblicken.

Ein Versuch über den Einfluß von Licht und Dunkelheit ergab, daß bei konstanter Temperatur und Feuchtigkeit (18° C; 98%; Würzeagar in feuchter Kammer) nur bei Verdunkelung Perithecien entstehen (Stamm II und V). Werden nach 10tägiger Versuchsdauer die Lichtkulturen unter sonst gleichen Versuchsbedingungen verdunkelt, so setzt jetzt auch hier die Perithecienbildung ein.

Tabelle 5. A. glaucus, Stamm II Aspo 4. Perithecienbildung und Reaktion. (Feuchte Kammern und Reagenzröhrchen mit gepufferter Würze. 25° C.)

	pH=6,1	pH-Bereich							
	Kontrolle	1 bis 1,9	2 bis 2,9	3 bis 3,9	4 bis 4,9	5 bis 5,9	6 bis 6,9	7 bis 7,9	8 bis 8,9
Phosphat-Puffer	++				+	+	++	+	+ z. T. unreif
Zitrat-Puffer	++	0	0	+ unreif	+	+	++		

Die optimale Reaktion für die Perithecien liegt im schwach sauren Gebiet etwa zwischen $pH = 6 - 6{,}9$. Die Perithecienmenge ist zwar auch bei alkalischen oder stärker sauren Reaktionen nicht wesentlich geringer, aber das Ausreifen ist in dem angegebenen Intervall am besten (Tabelle 5).

Thom gibt an, daß auf Fleisch Perithecien nicht auftreten. In meinen Versuchen fanden sich selbst auf gepuffertem Fleischwasser nur bei Stamm II einzelne Perithecien. Erst nach Zusatz von 5% Glukose ist wenigstens bei Stamm II die Perithecienbildung fast ebenso stark wie auf Würze.

Wie es nicht anders zu erwarten war, entstanden Perithecien auf allen geprüften synthetischen Substraten (vgl. die Nährstoffkombinationen in Tabelle 9), die überhaupt eine normale Entwicklung des Pilzes zuließen.

Isolierung junger Asci vor Bildung der Ascosporen.

Zerzupft man junge Perithecien aus einer 3—4 Tage alten Brotkultur (Stamm II Aspo 4, 25° C), so fallen im mikroskopischen Präparat die jungen mit dichtem Plasma gefüllten Asci auf, die in diesem Alter meist noch keine Anzeichen der beginnenden Ascosporenbildung aufweisen. Mit einiger Sorgfalt lassen sie sich im Würzetröpfchen nach der Lindnerschen Methode isolieren. In der feuchten Kammer beobachtet man, daß sie Keimschläuche und schließlich kleine Myzelien bilden, die sich auf Würzeagar übertragen lassen und dort weiterwachsen. Das Auswachsen der Asci unterscheidet sich von der Keimung der Ascosporen und Konidien durch das Fehlen einer Quellung, durch die größere Zahl der Keimschläuche und durch die stärkere oft dichotome Verzweigung des entstehenden Myzels (Fig. 1).

Die Zellen des de Baryschen „Füllgewebes“ sind durch die dicken verquollenen Zellwände leicht von den Ascis zu unterscheiden. Ihr Zellinhalt befindet sich zu diesem Zeitpunkt anscheinend schon in einem Zustand der Entmischung. In Würze haben isolierte Füllzellen nie irgendwelche Spuren von Regeneration gezeigt.

Auf Würzeagar wuchsen die 16 isolierten Ascusstämme bei 25° ganz einheitlich und unterschieden sich nicht von einer gewöhnlichen konidien- und perithecientragenden Kultur. —

Die zytologischen Untersuchungen haben selbst bei der glaucus-Gruppe noch nicht zu einer endgültigen Klärung der Kernverhältnisse bei der Ascusentstehung geführt. Festzustehen scheint nur, daß dem Antheridium, selbst wenn es vorhanden ist, keine Bedeutung mehr zukommt (Dangeard, Dale, Moreau usw.), daß also Abkömmlinge von Ascogonkernen miteinander verschmelzen.

Auch für die Deutung der hier beschriebenen Erscheinung ist es wichtig, in welchem Stadium sich die Asci bei ihrer Isolierung befinden. Es wäre denkbar, daß das Auswachsen vor der Kernverschmelzung unter

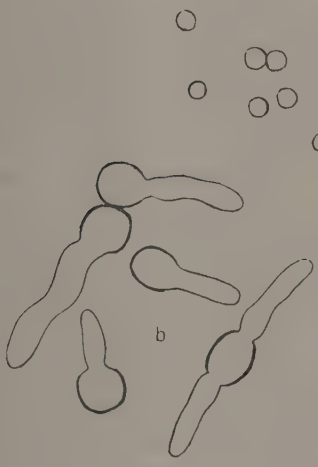


Fig. 1a.

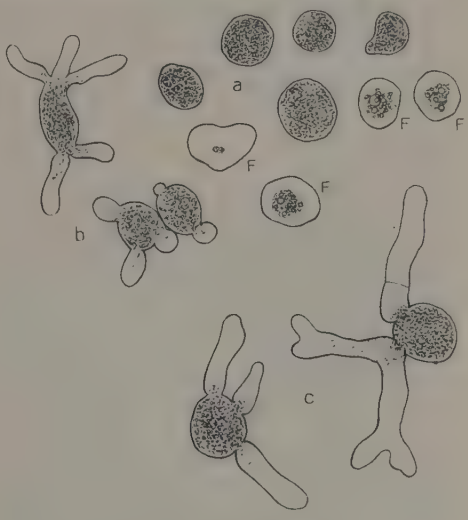


Fig. 1b.

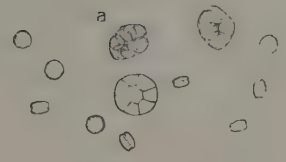


Fig. 1a. Konidienkeimung bei A. glaucus II Aspo 4. a) unmittelbar nach der Aussaat; b) 36h nach der Aussaat. (Zeiss 0,95 × Komp. Ok. 8.)

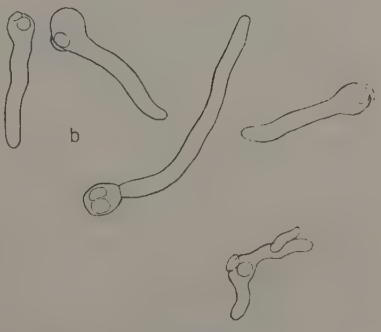


Fig. 1b. Ascuskeimung bei A. glaucus II Aspo 4. (Alter der Perithecien etwa 3 Tage.) a) unmittelbar nach der Aussaat; b) 36h nach der Aussaat; c) 48h nach der Aussaat. *F*: Zellen des Füllgewebes. (Zeiss 0,95 × Komp. Ok. 8.)

Fig. 1c. Ascosporenkeimung bei A. glaucus II Aspo 4. a) Ascosporen und Asci unmittelbar nach der Aussaat; b) nach 24h (bei 25° C). (Zeiss 0,95 × Komp. Ok. 8.)

Fig. 1c.

Lösung des Kernpaares, — während des vermutlich auf eine Kerngeneration beschränkten diploiden Stadiums —, oder nach der Reduktionsteilung des diploiden Ascuskerns erfolgt. Die zweite Möglich-

keit scheint dadurch ausgeschlossen zu sein, daß die Ascuskulturen in ihrem Verhalten gewöhnlichen Kulturen gleichen.

Es muß noch festgestellt werden, ob sich etwa Unterschiede zeigen, wenn man verschieden alte Asci isoliert.

2. Aspergillus nidulans-Gruppe.

(A. nidulans [Eidam] Winter.)

Stamm I: Wehmer.
„ II: Baarn.
„ III: Perithecien noch vor der Ascusreife isoliert von einer Zitrone (37° C). Weihenstephan, 13. 8. 26.
„ IV: Thom Nr. 110.

1883 Eidam: Bei 38—42° C Perithecien in den Decken auf Mistdekokt oder Cohnscher Bakterien-Nährlösung[1]). Anfangs (Herbst) Fruchtkörper wiederholt reichlich gebildet. Spätere Versuche vergebens, trotz Variation von Sauerstoffversorgung und Zusammensetzung des Substrates. Kurzer Sklerotialzustand; Ascusreife zieht sich über Wochen hin.

1897 Schmidt: P. reichlich auf Brot, das mit 10%igem Pflaumendekokt getränkt ist. Reife bei Zimmertemperatur nach 4—6 Monaten; bei 34—40° in 6 Wochen. Die Menge der ausgesäten Konidien ist bedeutungslos, die Feuchtigkeit darf nicht zu hoch sein.

Künstliche Substrate (Zimmertemp.): Von Kohlehydraten sind besonders Glukose, Saccharose oder Laktose in Verbindung mit anorganischen Salzen[2]) geeignet. Fettsäuren sind unbrauchbar. KNO_3 wirkte sehr günstig als Zusatz zu einer Nährlösung, die als C-Quelle 2% Glukose enthielt: nach 14 Tagen waren bei 38—40° C zahlreiche P. vorhanden.

1904 Saito: Aus der Luft frisch isoliertes Material bildete P. auf Soyagelatine[3]).

1907 Dangeard: P. entstanden in geringer Zahl oben im Kulturröhrchen am Rande des Substrates. Der Agar färbt sich in ihrer Nachbarschaft rot.

1926 Thom u. Church: Bei allen Stämmen, die P. bildeten, waren die charakteristischen Hüllzellen vorhanden. Ihre Bedeutung ist unbekannt. Nach der Dauer des Sklerotialzustandes unterscheiden die Verf. Formen mit verzögerter, sich über Wochen erstreckender Ascusreife und Formen, bei denen die Entwicklung kontinuierlich in wenigen Tagen bis zur Reife fortschreitet.

Die Menge der P. ist bei den einzelnen Stämmen sehr verschieden.

---

1) Phosphors. Kali . . . 0,5 %
Magnesiumsulfat . . . 0,5 %
Kalziumphosphat . . . 0,05%
Weinsaures Ammonium 1,0 %

2) Neutrales phosphors. Na 0,3 %
Magnesiumsulfat . . 0,2 %
Ammoniumsulfat . . . 0,3 %

3) Soya . . . . . 5 ccm
Konzentr. Zwiebeldekokt 10 „
Rohrzucker . . . . . 5 g
Leitungswasser . . . . . 85 ccm
Gelatine . . . . . 7—15%

Die ersten Versuche mit Stamm I verliefen unbefriedigend. Die Perithecienbildung war schwach und unregelmäßig auf dem Schmidtschen Nährboden und auf Würzeagar mit Zusatz von saurem weinsauren Ammonium (25 und 35°), etwas besser auf sterilisierten Zitronenstücken (37°). Ein Versuch mit gepufferter Würze (Phosphatgemische) war völlig negativ bei 25 und 37°. Auf Sporodiniaagar und Brot + Pflaumensaft blieb die Entwicklung auf dem Sklerotialzustand stehen; die Sklerotien zerfielen schließlich.

Ausgedehntere Versuche waren erst möglich, als mir die Stämme II—IV zur Verfügung standen. Die Entwicklung der Perithecien verläuft bei ihnen kontinuierlich. Wenn die Bedingungen günstig sind, findet man bereits 5—6 Tage nach der Impfung die ersten reifen Asci und freien Ascosporen. Die Färbung der Perithecien geht mit zunehmender Reife von gelb über gelbbraun in braun und schließlich braunviolett über. Ein Wassertropfen, in dem man reife Perithecien zerdrückt, färbt sich durch die Mengen freier Ascosporen dunkelweinrot. Die Zahl der Perithecien kann bei III und IV so groß werden, daß die Oberfläche des Substrates von einer Kruste überzogen ist (Fig. 2) und die Konidienträger im Würzeagarröhrchen auf die obersten Teile des Substrates beschränkt sind, wo zu große Trockenheit die Anlage oder mindestens das Ausreifen der Perithecien unmöglich macht. Bei II ist die Perithecienbildung stets wesentlich schwächer; meist sieht man nur Nester, die in den grünen Konidienrasen eingestreut sind.

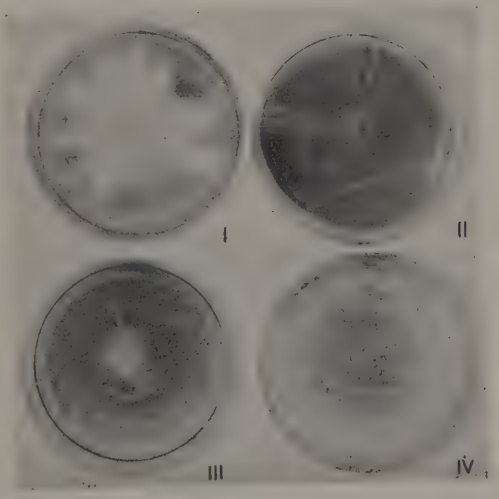


Fig. 2. A. nidulans I—IV auf Würzeagar bei 35° C. Bei II einzelne (helle) Peritheciennester, bei III und IV Perithecienkruste, die bei IV mit zahlreichen hellen Perithecienneubildungen bedeckt ist. Bei I starke Bildung von sterilem Luftmyzel über dem Konidienrasen. Perithecien 0.

Wie bei A. glaucus entstehen auch hier die Perithecien homothallisch. Die Einzellkulturen stimmten in ihrem Verhalten gut miteinander überein.

Temperatur und Reaktion haben großen Einfluß auf die Menge und das Ausreifen der Perithecien. In drei Reihen bei 18, 25 und 35° beschleunigte überall höhere Temperatur die Reife (Tabelle 6). Gegen niedere Temperatur war IV besonders empfindlich. Mit steigender Temperatur nimmt bei III und IV auch die Menge der Perithecien zu. Die Unterschiede sind besonders deutlich im Anfang der Entwicklung; später werden sie zwischen 25 und 35° geringer oder schwinden ganz. Stamm II macht insofern eine Ausnahme, als bei ihm die Zahl der Perithecien bei niederen Temperaturen größer ist; bei 35° tritt hier die Konidienbildung mehr in den Vordergrund.

Tabelle 6. A. nidulans II—IV. Einfluß der Temperatur auf die Perithecienbildung.
(Würzeagar in Reagenzröhrchen. Durchsicht am 7., 16. und 25. Tag nach Beginn des Versuches. Zur Feststellung des Reifezustandes wurden stets einige der ältesten Perithecien verwandt.)

Stamm		18°	25°	35°
II	Reife	zwischen 16. u. 25. Tag	zwischen 7. u. 16. Tag	nach 7 Tagen
	Menge	+++	+++	+
III	Reife	nach 25 Tagen teilw. reif	zwischen 7. u. 16. Tag	nach 7 Tagen
	Menge	++	++++	++++
IV	Reife	nach 25 Tagen noch unreif	zwischen 16. u. 25. Tag	nach 7 Tagen
	Menge	++−+++	+++	++++

Nach Versuchen mit Phosphatwürze ist saure Reaktion, etwa von $p_H = 4{,}6—5{,}9$ am günstigsten. Die Verschiebung des Optimums nach der sauren Seite war am auffälligsten bei Stamm IV. Am wenigsten empfindlich gegen alkalische Reaktion zeigte sich Stamm III (Tabelle 7). Wird die Reaktion ungünstig, so hört die Perithecienbildung meist nicht ohne weiteres auf, sondern man beobachtet ein Übergangsgebiet, in dem die Reife auch bei längerer Versuchsdauer schlecht bleibt und viele Anlagen nur noch aus den charakteristischen Hüllzellen bestehen. Eine solche Übergangszone — allerdings in weniger ausgeprägter Form — ist nach Versuchen mit Zitratgemischen (Stamm II und III) auch im stark sauren Gebiet vorhanden.

Bei besserer Ernährung durch Verwendung konzentrierter Würze steigt die Zahl der Perithecien; die Reife wird dagegen etwas ver-

Tabelle 7. A. nidulans II—IV. Reaktion und Perithecienbildung.
(Reagenzgläser mit je 10 ccm Phosphatwürze. Kontrolle: reine Würze. 35°.)

Stamm	pH:	Kontrolle pH = 5,9	4—4,9	5—5,9	6—6,9	7—7,9	8—8,9
II	Reife	zwischen 7. u. 16. Tag			ebenso (teilweise)		0 (nur Hüllzellen)
	Menge	++	++	++	++	++	0
III	Reife	zwischen 7. u. 16. Tag				zwisch. 7. u. 26. Tag (teilweise)	zwischen 7. u. 26. Tag (teilweise)
	Menge	+ + − + + +	+ + +	+ + +	+ + + − + +	+ +	+ + − +
IV	Reife	zwischen 7. u. 16. Tag			0	0	0
	Menge	+	+ + − + + +	+ + + − + +	+	0	0

zögert (Tabelle 8). Die Verhältnisse liegen also ähnlich wie bei den Zygoten des Phycomyces Blakesleeanus (Schwartz, 1926).

Mit dem höheren Nährstoffgehalt konzentrierter Würzen ist auch eine Erhöhung des osmotischen Druckes verbunden. Vergleichende Versuche auf Würzeagar und Würzesalzagar zeigten, daß die Zunahme der Nährstoffe für die Menge der Perithecien maßgebend ist. Da die Verzögerung der Reife im salzhaltigen Agar auch auftrat, wird diese Erscheinung wohl auf den geringeren Wassergehalt der konzentrierten Substrate zurückzuführen sein.

Tabelle 8. A. nidulans II—IV. Einfluß der Würzekonzentration auf die Perithecienbildung.
(Würzeagar in Reagenzröhrchen bei 36°; spez. Gew. der Würze: 1,004; 1,025; 1,079.)

Stamm		1,004	1,025	1,078
II	Reife	beginnt zw. 3. u. 5. Tag	beginnt zwischen 5. u. 12. Tag	
	Menge	+	+	+ +
III	Reife	beginnt zwischen 3. u. 5. Tag		zwischen 5. u. 12. Tag
	Menge	+ +	+ + + +	+ + + + + +
IV	Reife	beginnt nach 12 Tagen		n. 12 Tg. vereinzelt reife Ascosporen
	Menge	+	+ + +	+ + + + +

Es war also zu erwarten, daß auch eine Beeinflussung der Wasserversorgung auf dem Weg über die relative Dampfspannung wirksam

sein würde. In Würzetröpfchen ist offenbar die Nährstoffmenge zu gering. Es entstand nur Myzel mit Konidienträgern. Die Anpassungsfähigkeit war bei weitem nicht so groß wie bei A. glaucus: schon bei 88,1 % neigen die jungen Myzelien zur Bildung kurzer, stark gerundeter Zellen. Dagegen findet man auf Würzeagar in feuchter Kammer zwar wenige, aber doch völlig normale Perithecien, wenn die Feuchtigkeit etwa 96 % beträgt. Für die Hüllzellen sind auch hier die Grenzen wesentlich weiter; von etwa 100 % erstreckt sich ihr Gebiet bis zu einer Luftfeuchtigkeit von 88,1 % (Stamm III). Sie liegen in kleinen oder größeren Gruppen zusammen, bei 100 % am Rande des Substrates, bei einer Luftfeuchtigkeit unter 96,7 % mehr in der Mitte der Kolonie unter dem Konidienträgerrasen.

Thom und Church haben das Vorkommen von isolierten Hüllzellen auch bei Stämmen der insuetus-, ustus- und terreus-Gruppe festgestellt. Vielleicht standen sie auch bei diesen Arten in Beziehung zu den Fruchtkörpern und sind als letzte Reste einer ehemaligen Perithecienbildung aufzufassen.

Wenn die bis jetzt besprochenen allgemeinen Bedingungen günstig sind, treten Perithecien auch auf zahlreichen synthetischen Substraten

Tabelle 9. A. nidulans II u. III. Perithecienbildung auf synthetischen Substraten.
(Reagenzgläschen mit Agar. Kontrolle: Würzeagar; spez. Gew. der Würze 1,008 und 1,078. 35° C.)

		Stamm II	Stamm III
0,5% Ammoniumnitrat + 5%	Mannit	+	+
	Glukose	0?	++
	Lävulose	+[1])	++−+++
	Laktose	0	+
	Maltose	++	++
	Dextrin	0	++[1])
5 % Glukose + 0,5 %	Chlorammonium	0	0
	Kaliumnitrat	+	+++
	Alanin	+	+++
	Asparagin	+	+++
	Pepton	+	+++
	Harnstoff	+[1])	+++
Pepton 1 %		0	+[1])
Ammoniumbitartrat 1 %		0	++−+++
Würzeagar	1,008	(+)	++
	1,078	+	++++

1) Reife verzögert; in allen anderen Fällen war sie normal.

auf (Tabelle 9). Das abweichende Verhalten des Stammes II bleibt auch hier bestehen.

Die Möglichkeit einer Anreicherung ließ sich nur bei II untersuchen, da I im weiteren Verlauf der Untersuchung keine Perithecien mehr gebildet hat. Überträgt man bei II junge Perithecien auf frisches Substrat, so gleicht die neue Kultur völlig der Ausgangskultur. Im

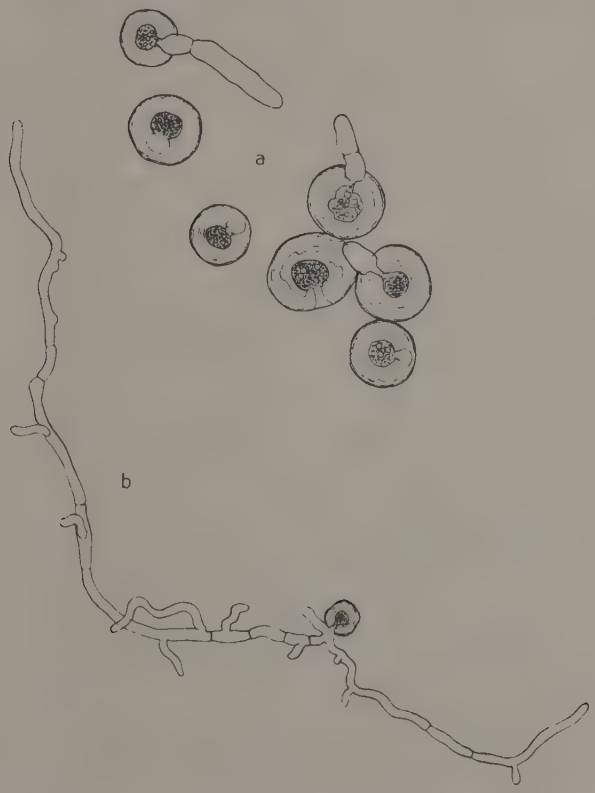


Fig. 3. A. nidulans III. Auswachsen isolierter Hüllzellen. a) 24h nach der Aussaat (Zeiss 0,95 × Komp. Ok. 8); b) 48h nach der Aussaat (Zeiss 0,95 × Komp. Ok. 4).

Würzetröpfchen wachsen sogar isolierte Hüllzellen noch zu Myzelien aus (Fig. 3). Menge und Reifung der Perithecien blieben auch in diesen Kulturen unverändert (Stamm II und III). A. nidulans gleicht also in dieser Beziehung völlig A. glaucus, bei dem ebenfalls bei den einzelnen Stämmen das Vermögen zur Perithecienbildung in einer gewissen Intensität vorhanden ist, die bei günstigen Bedingungen zur vollen Ent-

faltung gebracht, aber anscheinend nicht über dieses Maß hinaus gesteigert werden kann.

Dagegen ist es bis jetzt merkwürdigerweise noch nicht gelungen, junge Asci oder Teile der ascogenen Hyphen im Würzetropfen zur Myzelbildung zu bringen. Daran ändert sich auch dann nichts, wenn man Hefewasser, Peptonwürze oder Glukose-Alanin-Nährlösung mit oder ohne Saponinzusatz an Stelle von Würze verwendet. Meist sterben die Zellen unter zunehmender Granulation des Plasmas ab, seltener erscheinen nach der Isolierung noch die Umrisse der Ascosporen. Nach Dangeard (1907) unterscheidet sich A. nidulans von der glaucus-Gruppe zytologisch dadurch, daß stets zwei Kopulationsäste vorhanden sind und anscheinend auch normal funktionieren. Es wäre denkbar, daß die Entwicklungshemmung der Asci mit ihrer Entstehung aus einem normalen Kopulationsvorgang zusammenhängt.

3. Aspergillus ochraceus-Gruppe.

(Aspergillus ochraceus Wilhelm.)

Stamm I: Weihenstephan A 1.
„ II: Baarn (Blochwitz).
„ III: Thom Nr. 4065. 1.
„ IV: Thom Nr. 4078 K 2.
„ V: Thom Nr. 4754 C 76.

1877 Wilhelm: Auf Kommißbrot nach 1 Monat braungelbe Sklerotien in Nestern oder Krusten nahe der Oberfläche. Sie entstehen nur auf festem Substrat und auch da in Parallelversuchen mit gleichem Konidienmaterial und bei gleicher Behandlung nur unregelmäßig. Festes Anliegen des Brotes am Glas ist nicht unbedingt erforderlich. Immerhin spielt Sauerstoffmangel vielleicht doch eine Rolle, da bei dauernder unmittelbarer Berührung mit der Außenluft die Sklerotienbildung aufhört. Das Auftreten eines reichverzweigten, kurzgliedrigen, flockigen Luftmyzels an konidienträgerarmen Stellen leitet die Entstehung der Skl. ein. Diese Flocken sind durch allmähliche Übergänge mit dem normalen Myzel verbunden. Irgendwelche besonders differenzierte Anlagen fanden sich nicht. Die Skl. blieben steril.
1907 Dangeard: In allen Kulturen entstanden Skl., sie blieben stets steril.
1923 Blochwitz: Bei alten Konidien scheint dem Erlöschen der Keimfähigkeit der Verlust des Vermögens zur Skl.-Bildung voranzugehen.
1926 Thom u. Church: Das Aussehen der einzelnen Stämme ist sehr von ihrer Fähigkeit zur Skl.-Bildung abhängig. Zwischen Stämmen, die überhaupt keine Skl. haben, und solchen, bei denen die Skl. dicht das Substrat bedecken, finden sich alle Übergänge.

Impft man sterilisiertes Roggen- oder Weizenbrot mit einer Konidienaufschwemmung in Würze oder Wasser, so überzieht es sich

in der von Wilhelm beschriebenen Weise zunächst mit einem gelbbraunen Konidienrasen mit Ausnahme der Stellen, wo es dem Glas fest anliegt. Hier unterbleibt die Konidienbildung, und nach etwa 6 Tagen (bei Zimmertemperatur) sieht man nesterweise ein weißgelbes, flockiges Myzel entstehen, das sich mehr und mehr verfilzt und nach weiteren 2—3 Tagen zu einem Sklerotiennest geworden ist. Die Sklerotien sind jedoch keineswegs auf die Stellen unterdrückter Konidienbildung beschränkt: beim genauen Durchsuchen des Brotes findet man sie auch gruppenweise in die Konidiendecke eingelagert. Stets liegen sie an der Oberfläche des Brotes.

So verhielten sich von unserem Material die Stämme I, II, III (Fig. 5 oben). Die Stämme IV und V überziehen das Brot mit einer Kruste gelbbrauner (IV) oder orangefarbener (V) Sklerotien. Die Konidienbildung tritt bei ihnen stark zurück.

Auf Würzeagar oder Würze bilden die Stämme I—III nur selten einzelne Sklerotien, erst bei einer Steigerung des spez. Gew. der Würze nimmt deren Zahl zu. Auf synthetischem Agar mit verschiedenen C- und N-Quellen (vgl. S. 416) waren mit einer Ausnahme ohne besondere Maßnahmen die Versuche stets negativ. Dagegen überwiegen bei den Stämmen IV und V auch noch auf gewöhnlichem Würzeagar die Sklerotien bei weitem über die Konidienträger. Diese verschiedenen Beziehungen zum Substrat sind in Tabelle 10 zusammengestellt.

Eine Reihe von je 8—10 Einkonidienkulturen zeigte in allen Fällen dasselbe Verhalten wie die Vielzellkulturen. Die Stämme sind also sehr einheitlich zusammengesetzt [1]) und die Bildung der Sklerotien erfolgt homothallisch.

Tabelle 10. A. ochraceus I—V. Sklerotienbildung auf Brot und Würzeagar.

Stamm	Brot + Würze			Würzeagar 25° C	
	Temperatur			spez. Gew. d. Würze	
	18°	25°	35°	1,025	1,070
I	+ +	+ +	0	0 – (+)	+
II	+ +	+ +	0	0 – (+)	+
III	– +	+ +	0	(+)	+
IV	+ + + +	+ + + +	+ + +	+ + + +	+ + + +
V	+ + + +	+ + + +	+ + +	+ + + +	+ + + +

Man könnte auf die Vermutung kommen, daß bei einem Teil der Stämme Brot für eine regelmäßige und reichliche Sklerotienbildung erforderlich ist. Mit der Methode des „getrennten Abimpfens“ läßt

1) Ihr Ursprung ist mir unbekannt. es ist möglich, daß mein Material schon auf Einkonidienkulturen zurückgeht.

sich jedoch zeigen, daß auch in diesen Fällen die Sklerotienbildung weitgehend von der Zusammensetzung des Substrates unabhängig gemacht und so intensiv gesteigert werden kann, daß diese Kulturen völlig den Charakter der Stämme IV und V annehmen.

Von einer Einkonidienkultur auf Brot impft man getrennt auf Würzeagar:

Konidien, die möglichst entfernt von Sklerotiennestern entstanden sind; — ferner

junge Sklerotien oder Konidien aus deren unmittelbarer Nachbarschaft.

Beide Kulturen werden nach Möglichkeit unter gleichen äußeren Bedingungen gehalten — (auf Fig. 4 befinden sie sich auf demselben Würzeagar, der zur Einhaltung einer gleichmäßigen Feuchtigkeit über einem Gefäß mit Wasser lag) — und nehmen trotzdem einen ganz verschiedenen Verlauf. Im ersten Fall bilden sich nur Konidienträger, nicht anders wie in den meisten Kulturen dieser ochraceus-Stämme auf Würzeagar. Die zweite Kultur wächst zunächst ebenso, dann entstehen jedoch in dem breiten weißen Saum die bekannten Myzelflocken, aus denen schließlich Sklerotien hervorgehen. Beide Kolonien sind jetzt nur noch durch einen schmalen Hemmungsraum getrennt (Fig. 4). — Bei beiden Kolonien kann später im Zentrum ein zartes, nicht flockiges Luftmyzel entstehen, das man auch in alten Reagenzglaskulturen häufig beobachtet. Auf Würzeagar übertragen, ging daraus eine sterile Myzelkultur hervor, die auch bei weiterer Beobachtung ihren Charakter unverändert behielt (in etwa 12 Myzelgenerationen während 14 Monaten auf Würzeagar oder Brot)[1]).

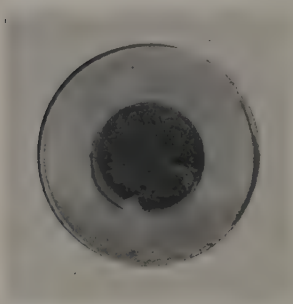


Fig. 4. A. ochraceus I. Anreicherung der Sklerotien (vgl. Text S. 414).

Wir erhalten also durch getrenntes Abimpfen auf Würzeagar bei den Stämmen I—III drei verschiedene Formen:

a) Sterile Myzelkolonien.

b) Gewöhnliche konidienbildende Kolonien.

c) Kolonien mit Sklerotien und Konidien.

Da wir von einer Einkonidienkultur ausgegangen sind, wäre der Einwand, daß in dem ausgeimpften Konidienmaterial bereits verschiedene

1) Das Auftreten steriler Kolonien nach Myzelimpfung ist eine ziemlich verbreitete Erscheinung; sie soll uns hier nicht weiter beschäftigen.

Rassen vorhanden waren, nicht zutreffend. — Die Bedingungen zum Entstehen des flockigen Myzels, aus dem die Sklerotien hervorgehen, sind bei den Stämmen I—III normalerweise nur an kleinen Stellen der Substratoberfläche gegeben. Die Ursachen dafür sind noch unbekannt. Lösen wir das Flockenmyzel oder junge Sklerotien oder Konidien aus der Zone dieses Myzels aus dem natürlichen Verband und übertragen sie auf frisches Substrat, so steht die Weiterentwicklung mehr oder weniger unter der Nachwirkung der vorhandenen inneren Bedingungen: Auf Würzeagar bilden sich neben den Konidien Sklerotien in größerer Zahl als sonst; auf Brot dehnt sich die Sklerotienbildung ungehemmt über die ganze Oberfläche aus. Die Konstanz

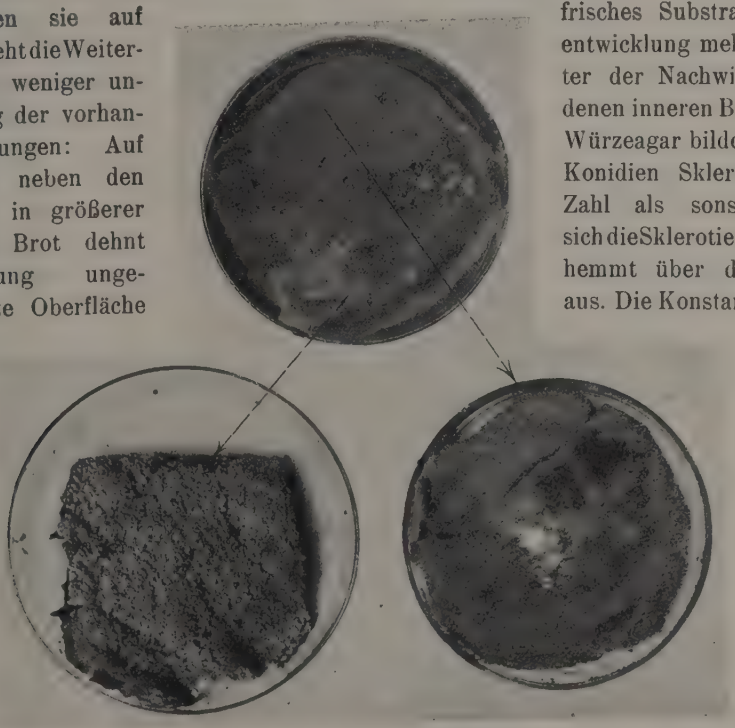


Fig. 5. A. ochraceus I. Anreicherung der Sklerotien nach getrenntem Abimpfen. (Durch Zufall ist in der hier abgebildeten angereicherten Kultur die Brotscheibe kleiner und der Luftraum in der Petrischale größer. Auf die Sklerotienbildung hat dieser Umstand keinen Einfluß.)

dieses Komplexes innerer Bedingungen kann so stark sein, daß die Konidienbildung fast vollständig unterdrückt wird und die Sklerotien eine geschlossene Kruste bilden (Fig. 5). Daneben gibt es jedoch c-Formen, die auch auf Brot nur durch eine stärkere Durchsetzung des Konidienrasens mit Sklerotien auffallen. Von b besteht ein allmählicher Übergang bis zu den extremen c-Formen mit Sklerotienkruste. In jeder b-Kultur und schwach angereicherten c-Kultur läßt sich durch er-

neutes getrenntes Abimpfen eine stärkere Anreicherung der Sklerotien erzielen.

Eine Reihe von 12 so gewonnenen Kulturen wurde auf verschiedenen Substraten mehrere Generationen hindurch miteinander verglichen. Die Beobachtung hat sich bis jetzt auf 20 Monate erstreckt. Während dieser Zeit ist der ursprüngliche Charakter der einzelnen Kulturen fast unverändert geblieben. Tabelle 11 gibt eine Übersicht über das Verhalten einer b-Kultur, wie sie für die Stämme I—III typisch ist (bKo. 2), einer c-Kultur von Übergangscharakter (cKo. 5) und einer c-Kultur mit stärkster Sklerotienhäufung (cKo. 3). Eine geringe Abschwächung der Sklerotienbildung ist bis jetzt nur in einzelnen Fällen auf weniger günstigem Substrat (Würzeagar) und bei Verwendung von altem Impfmaterial aufgetreten.

Ebenso wie bei Verwendung ganzer Sklerotien gestalten sich auch die Ergebnisse, wenn man Fragmente junger Sklerotien im hängenden Würzetropfen regenerieren läßt und davon abimpft.

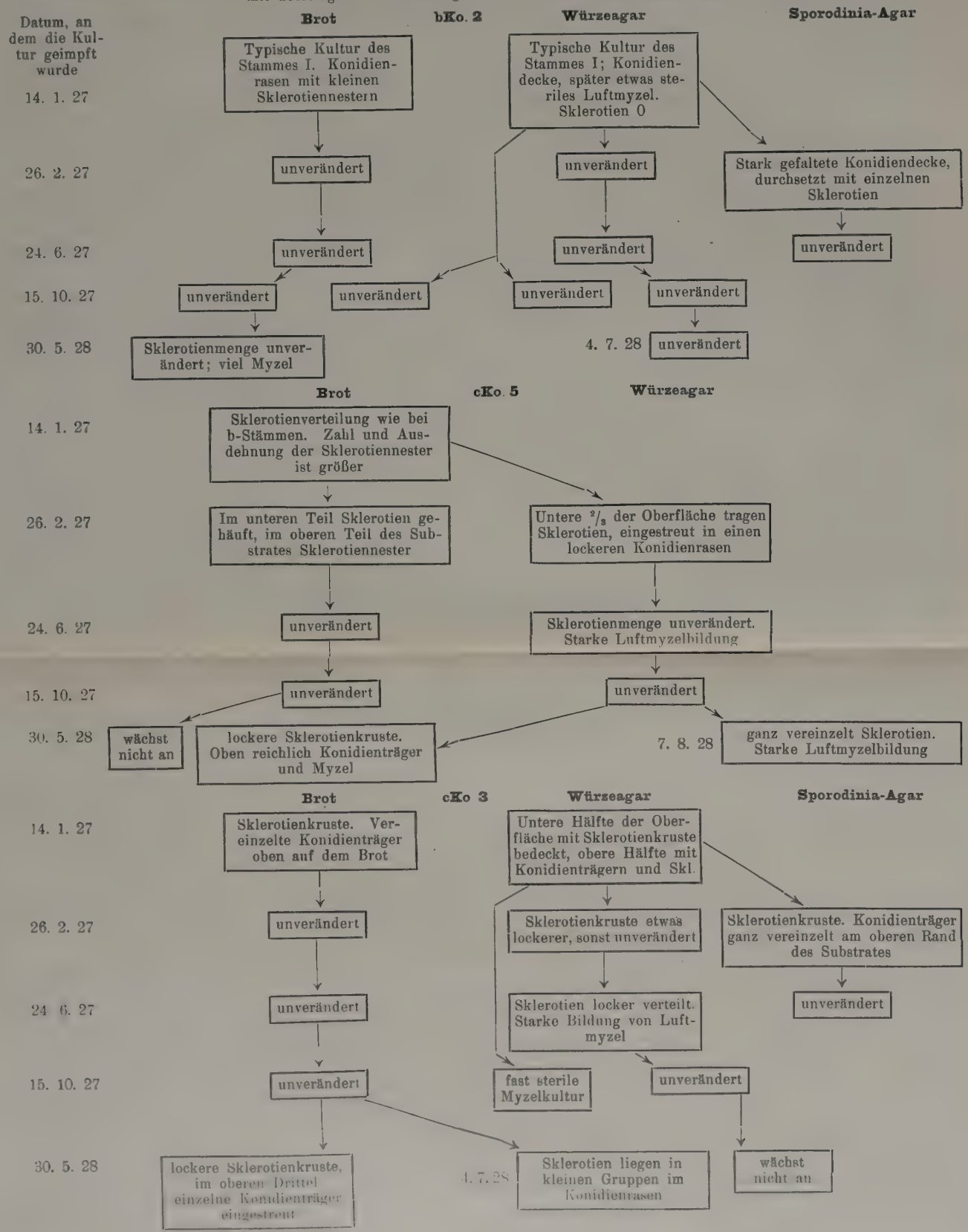
Auf synthetischen Substraten, auf denen die Originalstämme I—III fast nie Sklerotien bilden, behalten die stark angereicherten c-Kulturen ihr Aussehen in einigen Fällen unverändert bei, meist sind die Krusten

Tabelle 12. A. ochraceus I. Sklerotienbildung auf synthetischen Substraten.
(Reagenzgläser mit je 10 ccm Agar bei 25° C.)

		Original-kultur	cKo. 2 schwach angereichert	cKo. 4 stark angereichert
Würzeagar, Spez. Gew.	1,008	0	0	+
	1,043	(+)	+	+ + +
0,5% Ammoniumnitrat + 5%	Mannit	0	+	+
	Glukose	0	+	+ +
	Lävulose	0	0	+ +
	Laktose	0	0	+ +
	Maltose	0	0	+ + +
	Dextrin	0	0	+ + +
5% Glukose + 0,5%	NH_4Cl	0[1])	0[1])	0[1])
	KNO_3	0	+	+ + +
	Harnstoff	+	+ +	+ + + +
	Alanin	0	+	+ +
	Asparagin	0	+	+ +
	Pepton	0	0	+ +
Pepton 1%		0	+?	+
Ammon. Bitartrat 1%		0	(+)	+ − + +

1) Die Kulturen blieben (vermutlich infolge Säurewirkung) steril.

Tabelle 11. A. ochraceus I. Verhalten von b- und c-Stämmen in 5 aufeinanderfolgenden Generationen.
(Substrat in Reagenzgläsern bei 25°. Als Impfmaterial dienten Konidien; soweit Sklerotien vorhanden waren, wurden stets einige mit übertragen. Die Pfeile geben die Herkunft der Kulturen an.



jedoch nicht so dicht wie sonst oder bedecken nicht das ganze Substrat und die Zahl der Konidienträger nimmt zu; — die schwach angereicherten nähern sich in vielen Fällen in ihrem Verhalten wieder den Originalstämmen (Tabelle 12).

Die Temperaturwirkung ist bei sämtlichen Stämmen auf Brot + Würze einheitlich. Zwischen 18 und 25° liegt der einzige Unterschied in der langsameren Entwicklung bei 18°; die Menge der Sklerotien war dagegen annähernd gleich. Bei 35° entstehen bei I, II und III nur noch Konidienträger; bei IV und V, die sonst eine Sklerotienkruste bilden, nahm wenigstens die Menge der Konidienträger wesentlich zu (vgl. Tabelle 10). Diese Beziehungen zur Temperatur bleiben auch erhalten, wenn die relative Dampfspannung konstant gehalten wird. Feuchte Kammern sind hier nicht brauchbar: es entstehen auch bei Verwendung eines nährstoffreichen Würzeagars höchstens Sklerotienanlagen, dagegen werden in Petrischalen auf Brot + Würze, ferner auf Sporodiniaagar Sklerotien noch bei einer rel. Dampfspannung von 86,4% gebildet. Das Ausgangsmaterial für diese Versuche waren die stark angereicherten c-Formen cKo. 3, cKo. 4 und cKo. 7. Anscheinend sind bei Verwendung der nicht angereicherten b-Formen die Grenzen der Sklerotienverbreitung enger.

Bei den c-Formen würde dann der Häufung von Sklerotien auch auf relativ ungünstigen Substraten hier ein Überschreiten der normalen allgemeinen Grenzen ihrer Verbreitung entsprechen. Auch bei der ungünstigen Temperatur von 35°, bei der ja die Originalkulturen I—III nur Konidienrasen zeigen, behalten die c-Stämme noch eine ziemlich lebhafte Sklerotienbildung bei.

Der Einfluß der Reaktion ist gering, besonders bei stark angereicherten c-Formen. Für Stamm cKo. 2 lag das Optimum auf Brot + Würze (Tabelle 13) und auf Würze etwa zwischen $p_H = 5—5{,}9$. Im schwach sauren Gebiet sind die Unterschiede nicht erheblich, dagegen ist bei alkalischer und stark saurer Reaktion die Sklerotienmenge ge-

Tabelle 13. A. ochraceus I cKo. 2. Reaktion und Sklerotienbildung. (Sterile Brotstücke in Petrischale, getränkt mit Zitrat- oder Phosphatwürze. Kontrolle: Würze ohne Pufferzusatz. 25°.)

	Kontrolle $p_H = 5{,}4$	p_H-Bereich 2 bis 2,9	3 bis 3,9	4 bis 4,9	5 bis 5,9	6 bis 6,9	7 bis 7,9	8 bis 8,9
Zitrat	+ + + +	+	+	+ + +	+ + + +	+ + − + +		
Phosphat	+ + + +			+ + +	+ + + +	+ + − + +	+ +	+ − + +

ringer, ihre Verteilung wird bei Verwendung von Brot + Würze unregelmäßiger, vermutlich im Zusammenhang mit lokalen Reaktionsunterschieden im Substrat, und die Entwicklung ist stark verzögert.

Bei Verwendung des Originalstammes I ist natürlich die Zahl der Sklerotien wesentlich kleiner; auf Würze können sie bei den extremen Werten ganz fehlen [1]).

4. Aspergillus niger-Gruppe.
(A. niger van Tieghem.)

Stamm I: Claussen = A. phoenicis (Corda) Thom u. Church.
„ II: Weihenstephan A 4 = A. luteo-niger (Lutz) Thom u. Church.
„ III: Weihenstephan, stammt aus Italien = A. niger v. Tiegh.
„ IV: Augustenberg. Isoliert im August 1927 von ungarischer Eichenrinde.
„ V: Thom Nr. 3522.30, Porto Rico = A. violaceo-fuscus Gasperini?
„ VI: Thom Nr. 4030.5 = A. japonicus Saito.
„ VII: Isoliert aus einer vordorbenen Feige (März 1928).

1875/76 Brefeld erhielt zunächst nur sterile Sklerotien, die aber nach fortgesetzter Kultur des Pilzes auf Brot fertil wurden.
1877 Wilhelm: Sterile Sklerotien in Brotkulturen.
1877 van Tieghem: Perithecien mit diskontinuierlicher Entwicklung auf Galläpfeln.
1881 Brefeld: Während 6 Jahren entstanden steril bleibende Sklerotien stets nur im August/September. Je weniger Konidienträger, desto mehr Sklerotien. Während ihrer Bildung starke Wasserabscheidung auf der Kultur.
1897 u. 1901 Wehmer: Sklerotien bis erbsengroß; sie entstehen nur auf großen Substratoberflächen.
1907 Dangeard: Perithecien mit diskontinuierlicher Entwicklung (?).
1926 Thom u. Church: Die rundlichen, oberflächlich gelegenen Sklerotien werden von den meisten Stämmen unter „laboratory conditions“ nicht gebildet. Luftmyzel ist bei der niger-Gruppe selten, bei einzelnen Stämmen tritt es reichlicher im Alter auf.

Als Ausgangspunkt der Untersuchung dienten die Beobachtungen von Brefeld, Wilhelm und van Tieghem. Alle Versuche, mit Stamm I—III auf Brot oder Galläpfeln [2]) Sklerotienbildung zu erzielen, verliefen zunächst negativ, ebenso ungeeignet waren Eichenrinde [3]), Würzeagar oder Würze mit Zusatz von Tannin. Bei Temperaturen

---

1) Die Phosphatpuffer schienen in manchen Fällen für die Entwicklung des Pilzes weniger günstig zu sein. Es ist möglich, daß beim Zitratpuffer ein Teil des Zitrates als C-Quelle Verwendung findet und auch auf diese Weise die Kultur beeinflußt. Man wird an Klebs' Erfahrungen mit sauren fettsauren Salzen bei Sporodinia grandis erinnert.

2) Knospengallen von Cynips gallae-tinctoriae Ol.

3) Cortex Quercus quadrat. conc. D. A. B. 5.

von 18, 25 und 37° C blieb das Wachstum auf Eichenrinde, die mit Wasser getränkt war, nur mittelmäßig. Eine geringe Abänderung der Versuchsanordnung führte schließlich bei Stamm III zum Ziel:

Temperatur 36° C.

16. 9.–20. 10. 26: Kultur auf Eichenrinde + Leitungswasser in Esmarschschalen. Substrat trocknet allmählich ein.

20. 10.: Kultur mit einigen Kubikzentimeter Würze angefeuchtet.

29. 10.: Zahlreiche kleine weiße Myzelflöckchen sind entstanden.

19. 11.: Die Flöckchen haben sich in Sklerotien umgewandelt.

Im folgenden gelang es, die Sklerotienbildung bei diesem Stamm regelmäßig zu erzielen, wenn die Eichenrinde mit Würze anstatt mit Wasser getränkt war und die Temperatur etwa 35—37° C betrug. Dagegen war ein zeitweises Austrocknen der Kultur nicht erforderlich. Der Würzezusatz kann vor oder nach dem Sterilisieren der Eichenrinde erfolgen [1]). Ferner ist es ohne Bedeutung, ob das Substrat flach ausgebreitet in Petrischalen oder in 6—7 cm hoher Schicht in Reagenzgläsern liegt.

Für die Analyse des Vorganges ist es nun vor allem notwendig, die Bedeutung von Eichenrinde und Würze aufzuklären. Man könnte zunächst denken, daß der eigentümlichen Oberflächenbeschaffenheit des Substrates eine Bedeutung zukommt. Diese Vermutung läßt sich leicht widerlegen. Verwendet man an Stelle der Eichenrinde Ziegelstückchen von entsprechender Größe bei sonst gleichen Versuchsbedingungen, so entstehen keine Sklerotien. Wird die Eichenrinde vor ihrer Verwendung so weit extrahiert, daß das Filtrat bei Zimmertemperatur keine Gelatinefällung mehr gibt, so bleibt ebenfalls die Sklerotienbildung aus. Wir müssen also das wirksame in der chemischen Zusammensetzung der Eichenrinde suchen und denken dabei zuerst an ihren typischen Bestandteil, den Gerbstoff. Auch auf anderen gerbstoffhaltigen Substraten (Brot mit Tanninlösung getränkt; Galläpfelpulver + Würze) fanden sich bei günstiger Temperatur Sklerotien (Stamm III). Die Vermutung, daß den Gerbstoffen eine Bedeutung bei der Sklerotienbildung zukommt, gewinnt also an Wahrscheinlichkeit.

Die Würze läßt sich durch Zusatz anderer Lösungen zur Eichenrinde ersetzen, von Kohlehydraten war Maltose geeignet, von N-haltigen Verbindungen Gelatine. Sie hat bei dem Vorgang offenbar nur die Bedeutung eines Nährstoffes.

1) Durch den Gerbstoff der Eichenrinde werden die Eiweißstoffe der Würze gefällt.

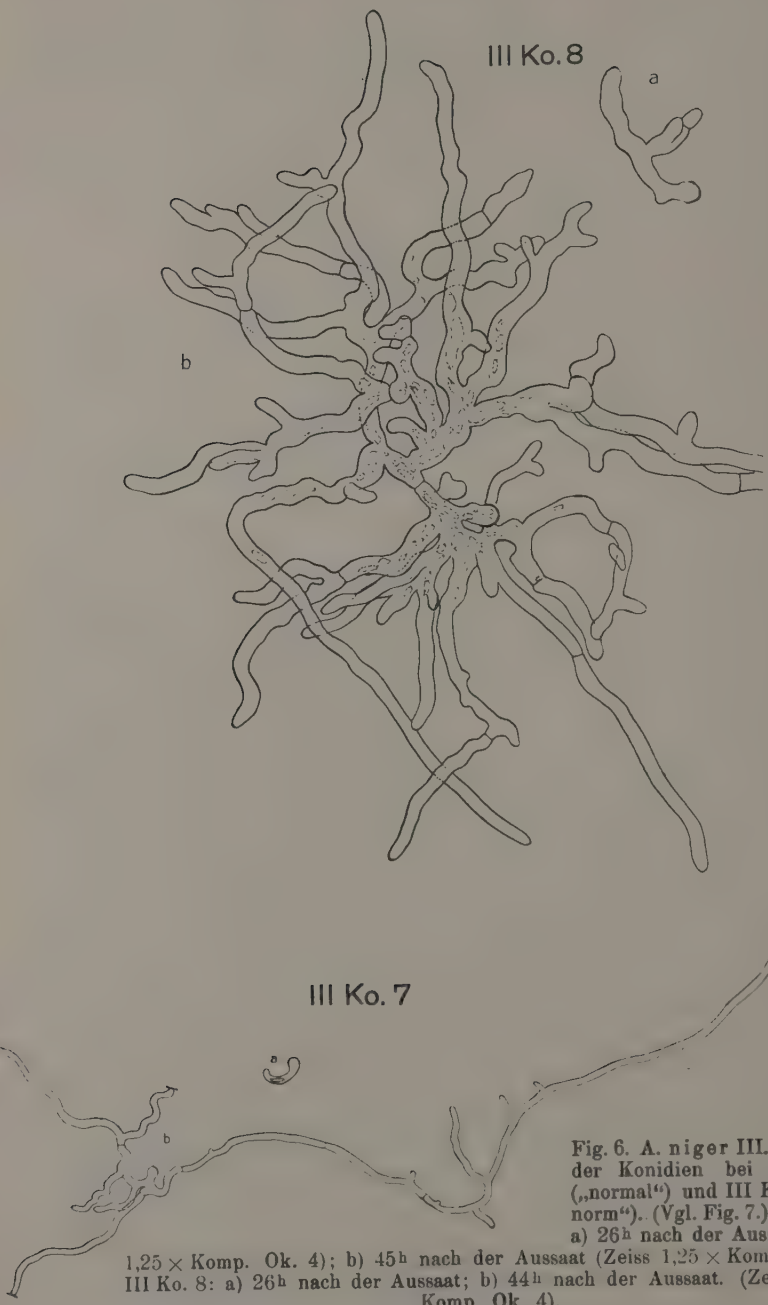


Fig. 6. A. niger III. Keimung der Konidien bei III Ko. 7 („normal") und III Ko. 8 („abnorm"). (Vgl. Fig. 7.) III Ko. 7: a) 26h nach der Aussaat (Zeiss 1,25 × Komp. Ok. 4); b) 45h nach der Aussaat (Zeiss 1,25 × Komp. Ok. 2). III Ko. 8: a) 26h nach der Aussaat; b) 44h nach der Aussaat. (Zeiss 1,25 × Komp. Ok. 4).

Je mehr Versuche in der verschiedensten Kombination der Nährstoffe durchgesehen wurden, desto auffälliger war es, daß die anfänglichen klaren Beziehungen zu Gerbstoff- und Würzegehalt verloren gingen, sowie die Substrate sich in ihrer Zusammensetzung nur etwas ungünstiger gestalteten. Das gilt besonders von Versuchen mit Würzeagar oder einem synthetischen Agar mit entsprechenden Zusätzen. Auch bei günstigen Bedingungen war die Sklerotienbildung bald stärker, bald schwächer. Es trat also die Erscheinung auf, die wir bei fast allen hier behandelten Pilzen in den Beschreibungen früherer Autoren finden, daß offenbar noch unkontrollierte Bedingungen mitwirkten und das Ergebnis in unvorhergesehener Weise modifizierten.

Als weitere Erschwerung kam hinzu, daß sich schließlich auch auf Eichenrinde + Wasser, auf reinem Würzeagar und in den Decken, die auf Würze entstehen, gelegentlich Sklerotien fanden. Zunächst schien es, daß Beziehungen zur Menge der geimpften Konidien und zum spez. Gew. der Würze bestehen, indem Verbesserung der Ernährungsverhältnisse auf dem einen oder anderen Weg auch die Disposition zur Sklerotienbildung erhöht. Aber auch damit war keine experimentelle Beherrschung des Vorganges zu erzielen, ebensowenig schien das Alter der ausgesäten Konidien wesentlich zu sein.

Der benutzte Stamm war eine Reinkultur im gewöhnlichen Sinne, d. h. er ging auf eine Vielheit von Konidien zurück („Vielzellkultur"). Bei der Anlage von Würzetröpfchen zur Gewinnung von Einkonidienmyzelien fiel es auf, daß ein Teil der Myzelien in den ersten Tagen nach der Keimung abweichend wuchs: die Verzweigungen waren auffällig stark, die Hyphen oft ungleich dick und verkrümmt. Später gehen einzelne Hyphen zum normalen Wachstum über; es kommt jedoch auch ziemlich häufig vor, daß das ganze Keimmyzel ohne erkennbare Ursache abstirbt, noch ehe es das Würzetröpfchen ausgefüllt hat. Die normalen Myzelien hatten dünnere, rascher wachsende und weniger stark verzweigte Hyphen. Fig. 6 zeigt die Entwicklung der beiden Formen. Die Unterschiede im weiteren Verhalten sind aus Tabelle 14 ersichtlich. Die erste Vermutung, daß die beiden Gruppen auch in der Sklerotienbildung Unterschiede zeigen würden, bestätigte sich nicht in der erwarteten Weise: Die tatsächlich vorhandenen wesentlichen Unterschiede fallen nicht mit der Zugehörigkeit zu einer der beiden Gruppen zusammen (Prüfung auf Eichenrinde-Würze, vgl. Tabelle 14).

Die starken Verschiedenheiten in der Konidienbildung erinnern etwas an Brenners α- und β-Form (1914), wobei β unseren normalen, α den abnormen Stämmen entsprechen würde. In älteren Kulturen

Tabelle 14. A. niger III. Verhalten der Einkonidienmyzelien Ko. 1—10. (37° C, 10 Tage alte Kulturen.)

Bezeichnung	Keimung	Wachstum auf			
		Eichenrindewürze		Würzeagar	
Ko. 1	abnorm, nicht typisch	Skl. (+)	Gute Konidienbildung, auch in den Hohlräumen des Substrates	Skl. 0	gute Konidienbildung
Ko. 3	abnorm	Skl. (+)	wie Ko. 1	Skl. 0	Konidien auf den oberen Teil des Substrates beschränkt
Ko. 7 (vgl. Fig. 6)	normal	Skl. 0	wie Ko. 1	Skl. 0	wie Ko. 1
Ko. 9	abnorm, nicht typisch	Skl. (+)	wie Ko. 1	Skl. 0	wie Ko. 1
Ko. 10 (vgl. Fig. 7)	normal	Skl. +++	wie Ko. 1	Skl. +−++	wie Ko. 1
Ko. 4	abnorm	Skl. 0?	Übergang zwischen Ko. 1 und Ko. 2	Skl. 0	nur am oberen dünnen Rand des Substrates einzelne Konidienträger
Ko. 2	abnorm	Skl. 0	Konidienbildung gering, auf die Oberfläche des Substrates beschränkt. Viel gelbes Myzel.	Skl. 0	wie Ko. 4
Ko. 5	abnorm	Skl. 0	wie Ko. 2	Skl. 0	gute Konidienbildung, sterile Randpartie des Myzels auffällig breit
Ko. 6	abnorm	Skl. 0	wie Ko. 2	Skl. 0	wie Ko. 4
Ko. 8 (vgl. Fig. 6 u. 7)	abnorm	Skl. 0	wie Ko. 2	Skl. 0	wie Ko. 4

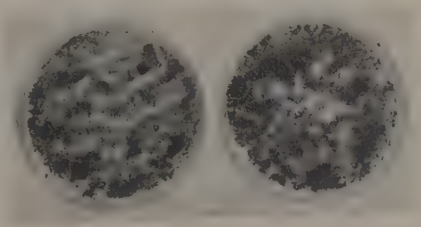
werden übrigens die Unterschiede dadurch geringer, daß bei den „abnormen" Stämmen ganz allmählich die Konidienbildung zunimmt.

In älteren Tröpfchenkulturen beobachtet man häufig Fusionen zwischen den Hyphen verschiedener zufällig aufeinander treffender Myzelien. Impft man Konidien verschiedener Einzellstämme, z. B. Ko. 2 und Ko. 10, nebeneinander in eine dünne Agarschicht und verfolgt die

Entwicklung in der feuchten Kammer, so zeigt sich, daß diese Fusionen auch zwischen Hyphen verschiedener Herkunft — in diesem Fall zwischen Ko. 2- und Ko. 10-Hyphen — eintreten. Es wäre interessant, ein solches experimentell erzeugtes Fusionsmyzel zu isolieren und auf sein Vermögen zur Sklerotienbildung zu prüfen. Die Frage nach der Bedeutung der sehr verbreiteten vegetativen Myzelfusionen bedarf ja ganz allgemein einer eingehenden Untersuchung [1]). Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß sich dabei wichtige Folgerungen für die Systematik ergeben werden.

Die Stämme Ko. 1—10 haben bisher ihren Charakter beibehalten. Auch das Alter der ausgesäten Konidien, das zwischen 3 Tagen und 6 Monaten schwankte, war im allgemeinen ohne Einfluß. Bei Stämmen mit schlechter Sklerotienbildung scheint eine Verbesserung möglich zu sein, wenn längere Zeit auf Eichenrindewürze kultiviert und mindestens jede Woche umgeimpft wird.

Das bisher benutzte Konidienmaterial war also ungleichwertig, seine zufällige Mischung erklärt den widersprechenden Ausfall gleicher Versuche. Stellt man künstlich ein Konidiengemisch aus verschiedenen Einzellkulturen her, so werden die Ergebnisse sofort wieder schwankend (Tabelle 15)



III Ko. III Ko. 108

Fig. 7. A. niger III Ko. 8 und Ko. 10. Kultur auf Eichenrinde + Würze bei 36° C. Junge Sklerotien bei Ko. 10 in Gestalt kleiner weißer Flocken.

Zu allen weiteren Versuchen wurde die Kultur Ko. 10 (Fig. 7) herangezogen. Sie besitzt das beste Vermögen zur Sklerotienbildung und ist die einzige, bei der dieser Vorgang auch auf synthetischen Substraten zu erzielen ist. Die Kulturen Ko. 1—9 dienten nur als Vergleichsmaterial.

Tabelle 15. A. niger III. Sklerotienbildung nach Aussaat eines Konidiengemisches aus Ko. 2, 3, 5, 10.

(Substrat Eichenrinde-Würze in Reagenzröhrchen, 35° C.

	Spez. Gew. der Würze			
	1,008	1,016	1,033	1,065
Sklerotienzahlen . .	10	51	50	0
	0	3	12	297
	2	192	7	33

1) Die gleiche Forderung erhebt Laibach (1928) in einer kürzlich erschienenen Arbeit.

Einige frühere Versuche müssen nun zunächst mit einheitlichem Konidienmaterial wiederholt werden. Wir hatten gesehen, daß auf extrahierter Eichenrinde + Würze keine Sklerotien entstehen. Aus Tabelle 16 geht hervor, daß auch bei Ko. 10 die Gegenwart der Gerbstoffe eine bedeutende Steigerung der Sklerotienbildung hervorruft. Daß tatsächlich den Gerbstoffen diese Bedeutung zukommt, ist auch daraus ersichtlich, daß Eichenrindenextrakt, aus dem die Gerbstoffe ausgefällt wurden, wirkungslos ist.

Tabelle 16. A. niger III Ko. 10. Bedeutung der Eichenrindengerbstoffe für die Sklerotienbildung.
Reagenzröhrchen (35° C. 11. 11.—11. 12. 27).

	10 ccm Würze spez. Gew. 1,025	5 ccm Würze spez. Gew. 1,050		4 g extrahierte Eichenrinde		4 g Eichenrinde	
		+5 ccm Eichenrindenextrakt gerbstofffrei	+5 ccm Eichenrindenextrakt	+8 ccm aq. dest.	+8 ccm Würze (spez. Gew. 1,025)	+8 ccm aq. dest.	+8 ccm Würze (sp. Gew. 1,025)
Sklerotienzahl	4	15	121	0	79	89	324
Bemerkungen	Die Zahl der Skl. ist hier zufällig sehr niedrig, in anderen Kulturen entstanden 50 bis 80				Skl. fast ausschl. in der Nähe der Würze Oberfläche	Skl. klein	

Würze von hohem spezifischen Gewicht ist ohne Einfluß auf Stämme, die auf Eichenrindewürze schlecht oder gar nicht Sklerotien bilden. Ko. 10 zeigt dagegen bei steigendem spezifischen Gewicht eine Zunahme der Sklerotienzahl, wenn für gleichbleibende Luftfeuchtigkeit gesorgt wird. Das Alter der Konidien scheint, wie schon erwähnt, keine Rolle zu spielen, ihre Menge nur insoweit, als bei sehr hoher Einsaat (wenn ein großer Teil der Würzeagaroberfläche mit einer konzentrierten Konidienaufschwemmung bestrichen wird) die Sklerotienbildung wieder unregelmäßig wird.

Die Prüfung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit ergab, daß die bereits festgestellte Temperaturwirkung auch unabhängig von der Luftfeuchtigkeit bestehen bleibt. Die Versuche über den Einfluß der relativen Dampfspannung mußten in großen Glasschalen und Exsikkatoren (vgl. S. 390) ausgeführt werden, da in feuchter Kammer keine Sklerotien entstehen. Stets wurde das Substrat einige Tage vor Versuchsbeginn in den Dampfraum eingestellt. Bereits bei 96,7 % rel. Dampfspannung läßt die Sklerotienbildung wesentlich nach (Tabelle 17).

Die Grenzen für eine kräftige Sklerotienbildung sind also hier — selbst auf einem günstigen Substrat — ziemlich eng. Daraus erklärt es sich vermutlich, daß auf Würzeagar oder anderen weniger günstigen Substraten gelegentlich Sklerotien in ganzen Reihen fehlen oder nur vereinzelt auftreten, wenn nicht durch besondere Maßregeln für gleichbleibende Luftfeuchtigkeit gesorgt wird.

Tabelle 17. A. niger III Ko. 10. Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Sklerotienbildung.
(Schalen mit Eichenrindewürze bei 35° C.)

	Relative Dampfspannung			
	100 %	96,7 %	93,4 %	86,4 %
Sklerotienzahl	113	47	43	14

Prüft man bei einer relativen Dampfspannung von etwa 100 % den Temperaturbereich von 18—42° C, so wurden auch jetzt nur bei etwa 35—37° C regelmäßig Sklerotien gebildet. Bei 39—42° bestehen die Kulturen fast nur aus sterilem gelblichen oder grauen Myzel. Unterhalb 30° entstehen Konidien, aber keine Sklerotien. Eine genauere Umgrenzung des Temperaturbereichs war bis jetzt aus technischen Gründen noch nicht möglich.

Allerdings genügen nun das Einhalten der hohen Luftfeuchtigkeit und einer günstigen Temperatur nicht, um auch die Stämme I, II und IV auf Eichenrindewürze zur Sklerotienbildung zu zwingen. Man muß entweder annehmen, daß sie sich tatsächlich in dieser Richtung unterscheiden, oder daß dieser Prozeß bei ihnen entsprechend ihrer verschiedenen Herkunft und Zugehörigkeit zu verschiedenen „Rassen" des A. niger unter anderen Bedingungen ausgelöst wird. In ihren allgemeinen Ernährungsansprüchen waren diese Stämme allerdings dem Stamm III recht ähnlich, so daß die erste Annahme vielleicht größere Wahrscheinlichkeit besitzt. Man müßte dann eine Regeneration des Vermögens zur Sklerotienbildung versuchen. Vergleichsweise sei an die Verhältnisse bei der Sporenbildung der Saccharomyzeten erinnert (vgl. E. Chr. Hansen 1899). Häufiges Umimpfen auf Eichenrindewürze bei 35° C hat bei Stamm II und IV bis jetzt das Auftreten kleiner dichter Myzelflocken zur Folge gehabt, die wohl wie bei III als erste Stadien der Sklerotienbildung anzusehen sind. Die typische Verdickung der Zellen wurde allerdings noch nicht beobachtet.

Die geringe Bedeutung des Sauerstoffes schien bereits aus den ersten Versuchen hervorzugehen, bei denen Sklerotien auf Eichenrindewürze ebenso in einer Petrischale wie in einem Reagenzrohr in 7 cm

hoher Schicht entstanden. Eine andere Versuchsreihe, bei der in Exsikkatoren mit Pyrogallol-Kalilauge-Gemischen oder alkalischer Natriumhydrosulfitlösung der Sauerstoffgehalt der Luft herabgesetzt war [1]), bestätigte diesen Eindruck: Sklerotienanlagen entstanden noch bis nahe an das Sauerstoffminimum für Wachstum.

Bei den Reagenzglasversuchen fällt es auf, daß die Sklerotienbildung meist erst einige Zentimeter unter der Oberfläche des Substrates einsetzt. Eine Wirkung der Sauerstoffbeschränkung ist nicht anzunehmen, eher kann die Erscheinung durch ein zu rasches Sinken der Feuchtigkeit in den obersten Schichten des Substrates bedingt sein. Es wäre auch denkbar, daß das Myzel erst ein gewisses Alter erreicht haben muß, ehe es Sklerotien bilden kann. Die zweite Annahme ist leicht auszuschließen:

Zwei Glasrohre von etwa 60 cm Länge und 15 mm Durchmesser werden an einem Ende mit Kork verschlossen, dann mit Eichenrinde und Würze gefüllt. Die überschüssige Würze, die nicht von der Eichenrinde aufgenommen wird, läßt man vor dem Sterilisieren abtropfen. Das eine Röhrchen wird am unteren geschlossenen und feuchteren Ende geimpft, das andere am oberen, nur mit Watte verschlossenen trockneren Ende. Die Sklerotienverteilung richtet sich dann nur nach der Feuchtigkeit; sie beginnt im ersten Fall sofort am jungen Myzel, im zweiten erst dann, wenn das wachsende Myzel die feuchteren Schichten des Substrates erreicht hat.

Die Abhängigkeit der Sklerotienverteilung vom Wasservorrat zeigt sehr schön auch eine Reihe, bei der außer einer bestimmten Menge Würze der Eichenrinde noch steigende Mengen Wasser zugesetzt wurden (Tab. 18).

Tabelle 18. A. niger III Ko. 10. Einfluß der Feuchtigkeit auf Sklerotienzahl und -verteilung.
(Reagenzgläser, Schichthöhe des Substrates 9—11 cm. 35° C.)

		5 g Eichenrinde + 6 ccm Würze				
		+ 0 aq.	+ 2 ccm aq.	+ 4 ccm aq.	+ 6 ccm aq.	+ 8 ccm aq.
Sklerotienzahl in der	oberen Hälfte	0	0	0	0	17
	unteren Hälfte des Substrates	0	1	20	35	0

Von der Reaktion des Substrates ist die Sklerotienbildung weitgehend unabhängig. Ein Versuch mit Eichenrindewürze ergab bei Phosphat- und Zitratpufferung, daß im ganzen geprüften Bereich noch Sklerotien entstehen können (Tabelle 19). Das Optimum liegt bei schwach saurer Reaktion, ebenso war das Ergebnis bei Verwendung von gepufferter Würze mit oder ohne Eichenrindenextrakt.

1) Angaben über Absorptionsvermögen usw. finden sich bei Lunge-Berl, Chemisch-technische Untersuchungsmethoden. 7. Aufl., Bd. 1, 1921.

Tabelle 19. A. niger III Ko. 10. Einfluß der p_H-Zahl auf die Sklerotienbildung.
(5 g Eichenrinde + 8 ccm gepufferte Würze in Reagenzgläsern. 35° C. Kontrolle: ungepufferte Würze.)

	Kontrolle	p_H-Bereich						
		2 bis 2,9	3 bis 3,9	4 bis 4,9	5 bis 5,9	6 bis 6,9	7 bis 7,9	8 bis 8,9
Phosphatpuffer . . .	215 [1])	—	—	180	209	172	165	182
Zitratpuffer	159 [2])	117	155	167	165	134	—	—

In einem Versuch über den Einfluß der Reaktion auf die Eiweißfällung durch Gerbstoff in Phosphatwürzen, war bei alkalischer Reaktion noch nach 12 Stunden die Würze klar und ohne Bodensatz. Mit sinkender p_H-Zahl trat zuerst eine Trübung auf und unterhalb $p_H = 6$ war die Würze über der gefällten Gerbstoff-eiweißverbindung wieder völlig klar.

Tabelle 20. A. niger III Ko. 10. Prüfung verschiedener C-Quellen auf synthetischem Agar, 0,5% Ammoniumnitrat als N-Quelle.
(Reagenzgläser mit je 10 ccm schräg erstarrtem Agar. Kontrolle: Würzeagar. 35° C.)

C-Quelle 5%	Sklerotienbildung	Wachstum
Mannit	schwach	weiße Myzeldecke mit zarten Konidienträgern
Glukose	0	faltige grauweiße Decke, wenig Konidienträger
Lävulose	0	„ „ „ „ „
Maltose	schwach	„ „ „ „ „
Laktose	0	kein Myzel, Konidiendecke
Raffinose	0	wie Glukose
Dextrin	0	„ „
Kontrolle	gut	Myzelhaut, darüber Konidiendecke

Tabelle 21. A. niger III Ko. 10. Prüfung verschiedener N-Quellen mit 5% Glukose als C-Quelle.
(Versuchsbedingungen vgl. Tabelle 20.)

N-Quelle 0,5%	Sklerotienbildung	Wachstum
Ammoniumchlorid	0	vereinzelt zarte Konidienträger auf faltiger Myzeldecke
Kaliumnitrat . . .	0	Konidiendecke ohne Myzel
Harnstoff	schwach	„ „ „
Alanin	gut	„ „ „
Asparagin	0	„ „ „
Pepton	0	„ „ „
Gelatine	schwach	„ „ „
Kontrolle	gut	Myzelhaut, darüber Konidiendecke

1) Würze, spez. Gew. 1,025.
2) 6%iges Malzwasser, spez. Gew. 1,015.

Die Prüfung synthetischer Nährböden zeigte schließlich, daß bei Stamm III nur bei Ko. 10 die Sklerotienbildung vom natürlichen Substrat unabhängig gemacht werden kann, alle anderen Einkonidienkulturen versagten. Die Tabellen 20 und 21 geben einen Überblick über das Verhalten gegenüber verschiedenen C- und N-Quellen.

Nirgends wird indessen auf diesen Substraten auch nur annähernd so starke Sklerotienbildung erzielt wie auf Eichenrindewürze.

Prüft man eine Reihe von Verbindungen, die zu den Gerbstoffen gehören, oder Komponenten derselben, oder auch schließlich nur Homologe solcher einfacher Gerbstoffkomponenten sind, so erhält man überhaupt keine Sklerotien, wenn diese Stoffe als einzige C-Quelle geboten werden. Das Wachstum ist auch in den günstigsten Fällen mit 1 %iger Chinasäure oder Protocatechusäure wesentlich schlechter als auf Würze.

Bei Zusatz der betreffenden Verbindungen zu Würze oder Würzeagar tritt in einigen Fällen eine höhere Sklerotienbildung als auf der reinen Würze ein. Von den Stoffen, die Freudenberg (1921) als Bestandteile des Eichenrindegerbstoffes anführt, wirkte Gallussäure in dieser Weise. Ellagsäure stand mir leider nicht zur Verfügung. — Die Unterschiede gegenüber der Kontrolle sind auch hier überall gering; die Wirkung des Eichenrindegerbstoffes wird nicht erreicht (Tabelle 22).

Tabelle 22. A. niger III Ko. 10. Wirkung von einfachen Benzolderivaten und Gerbstoffen auf die Sklerotienbildung.
(Reagenzgläser mit 10 ccm schräg erstarrtem Würzeagar bzw. Kölbchen mit 25 ccm Würze. Kontrolle: reiner Würzeagar und reine Würze. 35° C.)

Geprüfte Substanzen	Als Zusatz zu Würzeagar		Als Zusatz zu Würze		Fällung d. Würze
	Konzentration %	Sklerotienmenge	Konzentration %	Sklerotienmenge	
Benzoesaures Na . .	0,01	+ +	0,2	0	0
Salizylsäure	0,01	+	0,2	--	+
Protocatechusäure .	0,01	+	1	(+)	+
Gallussäure	0,01	+ +	1	+ +	+
Chinasäure	0,01	+	1	(+)	0
Zimtsäure	0,01	+	0,2	—	+
Brenzkatechin . . .		+	0,05	(+)	0
Hydrochinon . . .	0,002	0	0,05	(+)	0
Resorzin	bis	0	0,05	(+)	0
Pyrogallol	0,005	0	0,05	+	0
Phlorogluzin . . .		+	1	(+)	+
Tannin	0,01	(+)	5	+	+ + +
Maclurin	0,01	+	0,5	0	+ +
Katechin	0,01	(+)	5	0	+ + +
Kontrolle	—	+	—	+	—

Die Eiweiß-Gerbstoff-Verbindung [1]), die beim Ausfällen saurer Würze mit Eichenrindenextrakt oder Tanninlösung entsteht, bleibt in ihrer Wirkung ebenfalls hinter Eichenrindewürze zurück.

Wir sehen also, daß eine Analyse der Gerbstoffwirkung auf rein chemischem Wege nicht gelingt. Im folgenden soll geprüft werden, ob etwa die physikalisch-chemische Beeinflussung des Pilzmyzels für die Bildung der Sklerotien wesentlich ist. Der Fällung eiweißhaltiger Lösungen, wie Würze, Gelatine- oder Peptonwasser, entspricht in der lebenden Zelle eine Fällung der Eiweißkolloide des Plasmas. So liegen z. B. für die Wirkung von Al-Salzen auf die Eiweißkolloideder Plasmahautschicht Untersuchungen von Szücs (1913) an Zellen von Algen und höheren Pflanzen vor. Als Folge tritt zuerst eine Herabsetzung der normalen Permeabilität des Myzels auf, die ihrerseits mit einer Erschwerung der Ernährungsverhältnisse verbunden ist. Welche Vorgänge sich dann noch an das Eindringen in das Zellinnere anknüpfen, läßt sich nicht überblicken. Vermutlich sind hier die möglichen Reaktionen noch vielseitiger, die physiologischen Folgerungen werden also entsprechend verwickelter sein.

Es wäre denkbar, daß eine Verminderung der normalen Permeabilität diejenigen Folgen nach sich zieht, die zur Bildung der Sklerotien führen. Allerdings gehen wir dabei von der Annahme aus, daß den Fällungserscheinungen in der Würze der gleiche Vorgang im Zytoplasma parallel läuft [2]). In diesem Fall müßte es leicht sein, mit gewissen Neutralsalzen, Aluminiumsalzen usw. eine Steigerung zu erzielen. Neutralsalze waren bisher bei Zusatz zu Würze oder Würzeagar unwirksam. Die Konzentrationen betrugen 0,05—0,9 %; geprüft wurden NH_4CNS, KCNS, KCl, K_2SO_4, $CaCl_2$, $MgCl_2$. Eine deutliche Beeinflussung war dagegen bei Zusatz von Al-, Ce-, La- oder Y-Salzen zur Nährlösung vorhanden, ferner bei Verwendung geeigneter Konzentrationen von Kaliumbichromat, Kupfersulfat, Natriumwolframat, phosphorwolframsaurem Na. Weniger sicher war die Wirkung von Eisenzitrat (Tabelle 23). Da jedoch die Konzentration eine große Rolle spielt, können diese Feststellungen möglicherweise bei erneuter Prüfung in einem anderen Konzentrationsbereich eine Erweiterung erfahren.

Der widersprechende Ausfall dieser Versuche findet wohl damit seine Erklärung, daß gleiche Effekte — in diesem Fall die Permea-

1) Die Eiweiß-Gerbstoff-Verbindung wurde bei $pH = 4{,}6$ hergestellt (Phosphatwürze) und mehrmals mit destilliertem Wasser ausgewaschen.

2) Der Nachweis solcher Permeabilitätsänderungen mit Hilfe der Ninhydrinreaktion ist mir noch nicht einwandfrei gelungen. Die Versuche werden fortgesetzt.

Tabelle 23. A. niger III Ko. 10. Prüfung verschiedener eiweißfällender Verbindungen.
(Reagenzröhrchen mit Würzeagar, 35° C.)

	Konzentration %	Sklerotienzahl	Wachtum
Kontrolle	—	65	Wachstum überall gleich
	—	71	
	—	72	
Formaldehyd . . .	0,02	—	—
	0,002	63	Wachstum gleich
	0,0002	81	
Kaliumbichromat .	0,02	43	schwächer
	0,002	90	Wachstum gleich
	0,0002	120	
Kupfersulfat . . .	0,02	102?	Wachstum überall gleich
	0,002	66	
	0,0002	69	
Eisenzitrat	0,02	44	Wachstum überall gleich
	0,002	72	
	0,0002	90	
Natriumwolframat .	0,02	29	Wachstum überall gleich
	0,002	64	
	0,0002	101	
Phosphorwolframsaures Na . . .	0,02	49	Wachstum wird mit steigender Konzentration schwächer
	0,002	58	
	0,0002	101	

bilitätsänderung — häufig auf ganz verschiedenen Wegen der Zellbeeinflussung (Boas 1922, 1926) und natürlich auch mit verschiedenen Nebenwirkungen erreicht werden können: es entsteht z. B. „Tyrosinasefreilauf“ (Boas) sowohl nach Dehydratation mit Neutralsalzen wie nach Behandlung mit dem lipoidlösenden desoxycholsauren Natrium. — Saponine und Gallensäuren erhöhen beide die Permeabilität, im ersten Fall durch Bildung einer Saponinlipoidverbindung, im zweiten durch Lipoidlösung. Neutralsalze können in gleicher Richtung wirken durch einfache Hydratation der Eiweißkolloide und Änderung des Adsorptionsvermögens.

Schon nach diesen Versuchen wird es klar, daß die Permeabilitätsänderung als solche offenbar für den Vorgang der Sklerotienbildung nur ein Symptom von untergeordneter Bedeutung ist. Die Neutralsalze, bei denen die Beeinflussung der Permeabilität wohl am reinsten ausgebildet ist, versagten. Wirksam waren dagegen Stoffe, bei denen gleich-

zeitig tiefer eingreifende Veränderungen der Eiweißkolloide eintreten [1]). Dabei ist es bemerkenswert, daß die Steigerung der Sklerotienzahl in dem Konzentrationsbereich erfolgte, der Konidienbildung und Myzelwachstum noch nicht schädigte. Noch ehe im allgemeinen Eindruck der Kultur und in der Abnahme der Erntegewichte eine Wachstumshemmung zu bemerken ist, sinkt die Sklerotienzahl wieder. Es ist noch nicht bekannt, ob etwa mit dem Umschwung in der physiologischen Wirksamkeit der Schwermetallsalze (und vermutlich auch der Salze seltener Erden) — Wachstumsförderung bei sehr niederen, Wachstumshemmung bei etwas höheren Konzentrationen — auch ein Wechsel in der Permeabilitätsbeeinflussung nachweisbar ist.

Weitere Versuche haben gezeigt, daß es auch in synthetischen, gerbstofffreien Medien gelingt, die Menge der Sklerotien in einer dem Gerbstoff gleichwertigen Weise zu steigern. Die ursprüngliche Absicht war, den Pilz unter gleichzeitigem Einfluß von eiweißfällenden Verbindungen und Saponinen bzw. Gallensalzen wachsen zu lassen in der

Tabelle 24. A. niger III Ko. 10. Einfluß von Schwermetallsalz, Saponin und Gallensalz auf die Stärke der Sklerotienbildung.
(Reagenzgläser mit 10 ccm Agar, Kölbchen mit 20 ccm Würze oder synthetischer Nährlösung; die letztere enthält 0,5% Alanin, 5% Glukose und anorganische Salze.

	Würze-agar	Würze	Würze+Eichenrindenextrakt 15%ig 1:1	Synthetische Nährlösung
	Sklerotienzahl			
Kontrolle	64 65	21; 27 25; 28	102	6
Kupfersulfat 0,001% .	69	18	72	0
Saponin 1,5%	92	152	49	157 [56] [2])
Sapotoxin 0,5% . . .	42	—	92	183 [130] [2])
Digitonin 0,1% . . .	0	0	0	0
Glykocholsäure 0,2%, als Na-Salz . . .	24	10	52	13
Saponin/Cu	66	231	97	177
Sapotoxin/Cu	48	—	69	137 [3])
Digitonin/Cu	0	0	70	0
Glykocholsäure/Cu . .	27	95	92	12

1) Sowohl Salze seltener Erden wie Schwermetallsalze bilden Albuminate; der Vorgang ist im ersten Fall reversibel, im zweiten irreversibel (Höber 1924).

2) Synthetische Nährlösung+Eichenrindenextrakt 1:1.

3) Hier war 4 Tage nach Versuchsbeginn die Häufung der Sklerotien so intensiv, daß die Oberfläche der Nährlösung mit einer Kruste bedeckt war. Die Konidienbildung setzte erst während der nächsten 10 Tage ein.

Annahme, daß es so vielleicht möglich sei, die für die Sklerotienbildung günstige Veränderung der Kolloide mit einer an anderer Stelle angreifenden, die Ernährung begünstigenden Permeabilitätserhöhung zu kombinieren. Das Ergebnis war insofern unerwartet, als die Saponine allein schon genügten, um die Sklerotienzahl ganz wesentlich zu steigern (Tabelle 24). Auch dieser Umstand spricht dafür, daß mindestens der Richtung der Permeabilitätsänderung keine Bedeutung für die Sklerotienbildung zukommt. Das bis jetzt geprüfte Gallensalz (glykocholsaures Na aus dem pharmakologischen Institut Marburg) blieb wirkungslos.

Wir können die Ergebnisse dieses Abschnittes kurz dahin zusammenfassen, daß bei Stamm III die Förderung der Sklerotienbildung durch Gerbstoffe nicht auf einer rein chemischen Wirkung dieser Gerbstoffe, sondern auf einer physikalisch-chemischen Beeinflussung des Plasmas beruht, die sich auch mit gewissen anderen eiweißfällenden Stoffen oder mit Saponinen in synthetischer Nährlösung erzielen läßt. Der Mechanismus dieser Vorgänge ist unbekannt. Wir können zwar sagen, daß die mitbewirkten Änderungen der normalen Permeabilität allein nicht genügen, wissen jedoch nicht, ob die Gerbung, Fällung oder Bindung wichtiger Plasmabestandteile in anderer Weise an der Förderung der Sklerotienbildung beteiligt ist, oder ob überhaupt andere, noch nicht faßbare Nebenwirkungen wesentlich sind.

Von den übrigen Stämmen wurden bis jetzt V, VI und VII auf ihr Verhalten gegenüber Gerbstoffen, Saponinen usw. geprüft. Diese Stämme unterscheiden sich von III dadurch, daß schon auf reinem Würzeagar ziemlich viel Sklerotien entstehen, namentlich bei V. Stamm VII zeigte in der Vielzellkultur ein wechselndes Verhalten, sowohl die Sklerotienmenge wie namentlich die Myzelbildung schwankten stark. Die Ein-

Tabelle 25. A. niger. Prüfung der Stämme V—VII auf Glukose-Alanin-Nährlösung mit Zusatz von 1,5% Saponin oder 0,5% Sapotoxin. (Kölbchen mit 15 ccm Nährlösung, Stamm III zum Vergleich bei 35°, die anderen bei 25° C.)

Bezeichnung der Kultur	Kontrolle (K)	Saponin (Sp)	Sapotoxin (Spt)	Wachstumsintensität
III Ko. 10	0	389	244	Sp > Spt > K
V (3522)	0	4	0	Sp = Spt > K
VI (4030)	0	2	0	Sp = Spt > K
VII Ko. 1	0	0	18	Sp > Spt > K
VII Ko. 2	406	345	482	K > Sp > Spt

konidienkulturen ließen sich ähnlich wie bei III in zwei Gruppen ordnen, von denen die eine große Mengen von grauweißem Luftmyzel und sehr spät und schwach Konidien bildete, während die andere typische Konidienrasen zeigte. Sklerotien kommen in beiden Gruppen vor, aber offenbar ist die zweite bevorzugt (Tabelle 26, VII Ko. 2). Eine Saponinwirkung fehlt unter den bis jetzt geprüften Bedingungen bei V und VI, bei VII scheint sie vorhanden zu sein (Sapotoxin), allerdings bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei III (Tabelle 24)[1]).

Von den in Tabelle 23 geprüften Verbindungen zeigten phosphorwolframsaures Na eine Erhöhung der Sklerotienzahl bei V und Formaldehyd bei VI, außerdem war bei V Zinksulfat wirksam.

Wir haben bei A. ochraceus gesehen, daß der Charakter eines Stammes durch Anreicherung der Sklerotien weitgehend verändert werden kann. Die Wahl eines geeigneten Nährsubstrates und günstige allgemeine Bedingungen genügen als einzige Maßnahmen bei A. niger ebensowenig wie bei A. ochraceus, um das völlige Zurücktreten der Konidienträger gegenüber den Sklerotien zu erzielen. Zu den Versuchen mit getrennter Abimpfung ging ich von Eichenrindewürze- oder Galläpfelwürzekulturen aus, um von vornherein die Bedingungen für das Auftreten der Sklerotien möglichst günstig zu gestalten. Wie bei A. ochraceus wurden junge Sklerotien abgeimpft. Nachstehend ist ein Versuchsprotokoll wiedergegeben (Tabelle 26); in allen anderen Fällen war der Verlauf ähnlich. Während bei A. ochraceus

Tabelle 26. A. niger III Ko. 10. Anreicherung der Sklerotien durch getrenntes Abimpfen.
(A: je 3 g Eichenrinde+5 ccm Würze. B: je 3 g Galläpfelpulver+5 ccm Würze. Bei B_2 wurde eine Generation mit geringerem Zusatz von Galläpfelpulver eingeschoben.)

	A	B
Ausgangskultur	203	219
1. Anreicherungskultur	251	516
2. „	315	47!
3. „	118	100

sofort ein starkes Überwiegen der Sklerotienbildung einsetzt und die angereicherte Kultur weitgehend unabhängig von den Außenbedingungen ist, bleibt hier der Effekt geringer. Wir stellen zwar bei wiederholtem Abimpfen junger Sklerotien eine deutliche Zunahme fest, aber stets sind auch Konidienträger in großer Menge vorhanden und der

1) Auch die Zusammensetzung der synthetischen Nährlösung scheint übrigens die Stärke der Saponinwirkung zu beeinflussen.

Gesamteindruck der Kultur ist unverändert geblieben. Selbst wenn man die hochwirksame saponinhaltige Nährlösung benutzt, kann die Konidienbildung nicht verhindert werden. Ist das Substrat etwas ungünstiger zusammengesetzt, so sinkt die Sklerotienzahl sofort wieder.

Die Anreicherung ist also im Gegensatz zu A. ochraceus durchaus labil. Dasselbe ist der Fall, wenn man Teile des jungen Sklerotiengewebes in der feuchten Kammer isoliert und so mit völliger Sicherheit die Übertragung von Konidien ausschließt.

Ebensowenig ist eine dauernde Anreicherung bei den Stämmen IV, V, VI, VII gelungen, selbst wenn man ein Substrat benutzt, das der Sklerotienbildung günstig ist.

III. Zusammenfassung.

Wir wollen auf den folgenden Seiten die Ergebnisse der vier eingehend untersuchten Arten nochmals im Zusammenhang betrachten und zugleich das mit berücksichtigen, was sich bis jetzt bei der Untersuchung von A. fumigatus, oryzae, flavus; P. italicum, Wortmanni, vermiculatum und luteum ergeben hat.

Um unüberwindliche systematische Schwierigkeiten zu vermeiden, war es notwendig, nahe verwandte Formen zu Gruppen unter gemeinsamer Artbezeichnung zusammenzufassen — besonders da die vorhandenen Abweichungen gering sind und sich in den meisten Fällen auf die Nebenfruchtform erstrecken, die in ihrer Erscheinung weitgehend von außen beeinflußbar ist.

Wir haben Perithecien mit kontinuierlicher und diskontinuierlicher Entwicklung gemeinsam mit steril bleibenden Sklerotien behandelt, da ein prinzipieller Unterschied zwischen den drei Gruppen nicht besteht. Arten mit normalerweise sich kontinuierlich entwickelnden Perithecien können bei ungünstigen Verhältnissen eine Verzögerung in der Ascusreife erleiden (A. glaucus, nidulans), ja, es kommen bei Arten mit vorherrschend kontinuierlicher Entwicklung anscheinend Formen vor, bei denen ein kurzer Ruhezustand vorhanden ist und die Ascusreife sich stets über viele Wochen erstreckt (A. nidulans, nach Thom). Typisch gebaute Sklerotien bleiben in einem Fall steril, im anderen Fall entstehen nach einer langen Ruhezeit Asci (P. italicum).

Der erste Eindruck ist der einer überwältigenden Mannigfaltigkeit. Wie die Erscheinungen der Sexualität bei den Aspergillaceen in entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung ein überaus wechselndes Bild geben, so verhält es sich auch mit der Entwicklungsphysiologie dieser Vorgänge. Wesentlich ist vor allem, daß innerhalb der einzelnen Arten — selbst

wenn man diesen Begriff enger fassen würde, als es hier geschehen ist — bedeutende Unterschiede im Vermögen zur Fruchtkörper- und Sklerotienbildung bestehen. Je schwächer diese Potenz ist, desto schwankender wird das Auftreten der Fruchtkörper und Sklerotien, selbst unter günstigen Bedingungen. Wir beobachten also dieselben Erscheinungen, die sich bei hochaktiven Stämmen nur an den Grenzen des Verbreitungsbereichs ihrer Fruchtkörper abspielen (vgl. Klebs, Sporodinia grandis, 1898).

So verhalten sich A. glaucus, nidulans, niger, ochraceus, oryzae. Diese Unterschiede sind in der spezifischen Struktur begründet; daß sie so ausgeprägt vorhanden sind, ist wohl ebenso wie die wechselnde Sexualitätsform als Zeichen dafür aufzufassen, daß die betreffenden Arten in einer Veränderung begriffen sind, die sich nach allem, was wir bis jetzt wissen, auf eine Rückbildung der Sexualitätserscheinungen hinbewegt.

Die genannten fünf Arten lassen sich nun in folgender Weise zu einer Reihe anordnen.

1. Die Fruchtkörperbildung ist häufig und offenbar bei den meisten Stämmen vorhanden. Wir müssen bei jedem einzelnen Stamm dieser Arten mit einer bestimmten gegebenen Potenz zur Erzeugung von Perithecien rechnen, die im Experiment höchstens zur vollen Entfaltung gebracht, aber nicht über das gegebene Maß gesteigert werden kann. Hierhin gehören A. nidulans und glaucus. Von den untersuchten Stämmen sind zu intensiver Perithecienbildung fähig glaucus I, II, III, V, VI und nidulans III, IV; schwächer reagierten nidulans II und glaucus IV, sehr schwach nidulans I. Bei diesen Arten hängt alles von den Außenbedingungen ab, sind sie günstig, so setzt die entsprechende Perithecienbildung ein. Alle Versuche zur Anreicherung müssen hier mißlingen.

Wir wollen dabei unter „Anreicherung" die Tatsache verstehen, daß es gelingt, durch besondere Methoden — z. B. durch getrenntes Abimpfen — eine Fruchtform so zu fördern, daß sie in extremen Fällen vorherrschend wird und den Gesamteindruck der Kultur bestimmt. Die Anreicherung beruht offenbar auf einer Nachwirkung der inneren Bedingungen, die in der vorhergegangenen Kultur an der Stelle, von der das Impfmaterial stammt, vorhanden waren.

2. Bei A. ochraceus bildet mindestens ein großer Teil der Stämme auch unter günstigen Bedingungen nur kleine Sklerotiennester. Es ist jedoch eine Anreicherung der Sklerotien möglich. Die Anreicherung muß als stabil bezeichnet werden, da die Sklerotienkultur ihren Charakter auch unter Bedingungen beibehält, unter denen das Auftreten der Sklerotien

ohne das Hilfsmittel des getrennten Abimpfens unmöglich oder sehr unbestimmt gewesen wäre. Die Stabilität hat sich auch darin gezeigt, daß die Kulturen ihren Charakter bis jetzt in fünf Generationen während 20 Monaten fast in allen Fällen unverändert beibehalten haben. Graduell sind alle Stufen der Anreicherung möglich, die zwischen der extrem angereicherten und der Ausgangskultur liegen. Das hängt vermutlich mit feineren Unterschieden in der Beschaffenheit des abgeimpften Materials zusammen (Alter der Sklerotien, Flockenmyzel, benachbarte Konidien).

Die Erscheinungen der Anreicherung können eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Mutation zeigen. Ohne Kenntnis von der Entstehung einer angereicherten Kultur könnte man sie für eine spontan aufgetretene Mutation halten. Die Verwechslung liegt besonders nahe, wenn die Anreicherung infolge einer zufälligen oder absichtlichen Mischung des Impfmaterials sektorial erfolgt (Fig. 8). Der tiefgreifende Unterschied zwischen beiden Vorgängen ist klar: bei der Mutation verändert sich die spezifische Struktur in irgendeiner Richtung; bei der Anreicherung wird eine lokal vorhandene vorübergehende Entwicklungsphase des Pilzes isoliert und getrennt weiter kultiviert. Eine starke Konstanz der inneren Bedingungen in dem übertragenen Material bestimmt den Charakter der neu entstehenden Kultur.

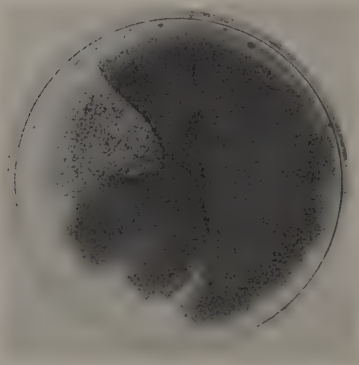


Fig. 8. A. ochraceus I. „Pseudomutation" nach einer Mischaussaat von b Ko_2 und c Ko_2. (Vgl. Text S. 414 und S. 436.)

In der Entwicklungsphysiologie der Samenpflanzen kann man als analoge Erscheinung die fixierten Jugendformen gewisser Koniferen betrachten, die durch Stecklingskultur gewonnen werden.

3. Bei A. niger ist die Sklerotienbildung bereits wesentlich seltener. Anreicherung gelingt auch hier, allerdings wird sie erst dann sicher erkennbar, wenn man die getrennte Isolierung in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen wiederholt. Der Gesamteindruck der Kultur wird auch dann höchstens vorübergehend verändert. Die Anreicherung ist durchaus labil, d. h. sie geht sofort verloren, wenn die Außenbedingungen weniger günstig werden.

4. Hier schließt sich A. oryzae an, bei dem es mir bis jetzt nur bei einem Stamm gelungen ist, in Pepton-Saccharose-Reis-Kulturen

einzelne kleine mangelhaft ausgebildete Sklerotien zu erhalten, die sich auch bei Beachtung der Entstehungsbedingungen nicht anreichern ließen.

5. Es bleiben noch A. flavus und fumigatus zurück, bei denen bisher alle Versuche vergebens waren.

Bei P. italicum, vermiculatum, Wortmanni, luteum haben sämtliche untersuchten Stämme Perithecien gebildet. Ihre Zahl ist jedoch noch zu gering, um daraus auf eine allgemeine Verbreitung der Fruchtkörperbildung bei diesen Arten zu schließen.

P. luteum (Zukal) Wehmer ist die einzige heterothallische Art, die bis jetzt bei den Aspergillaceen bekannt geworden ist. Meine Einzell-Stämme lassen sich in zwei Gruppen anordnen, die miteinander kopulieren; auch mit den Originalkulturen von Derx tritt bei geeigneter Kombination Fruchtkörperbildung ein.

Bei A. ochraceus und niger haben sich bis jetzt trotz zahlreicher Versuche keinerlei Anzeichen gefunden, daß im Sklerotium nach einer Ruhepause Asci entstehen können. Das ist besonders bemerkenswert bei A. niger, bei dem van Tieghem, Brefeld und Dangeard (nach Thom) die diskontinuierliche Entwicklung beobachtet haben. P. italicum zeigte bei Wiederholung früherer Versuche wieder nach einer Ruhepause Askusbildung in seinen Sklerotien. Im Verhalten der Einzellkulturen scheinen je nach dem Ursprung derselben Unterschiede zu bestehen. Die Versuche darüber sind noch nicht abgeschlossen.

Die wichtigsten Ergebnisse, die bei den vier genauer untersuchten Aspergillus-Arten gewonnen wurden, sind im folgenden zusammengestellt.

A. glaucus Link.

1. Die Perithecienbildung wird vor allem von der Luftfeuchtigkeit und damit auch vom Wassergehalt des Substrates beeinflußt. Sie ist möglich zwischen 99,1 und 89,9 % relativer Dampfspannung. Das Optimum liegt bei 18° C etwa bei 89,4—96,7 % Dampfspannung (Stamm II).

2. Bei steigender Temperatur sinken die Ansprüche an die Luftfeuchtigkeit, so werden z. B. bei Stamm II bei 89,9 % relativer Dampfspannung und 18° nur vereinzelt Perithecien gebildet, während bei 35° und gleicher relativer Dampfspannung ihre Zahl wesentlich größer ist.

3. Licht verhindert die Perithecienbildung (II und V).

4. Das Reaktionsoptimum liegt etwa bei $p_H = 6 — 6{,}9$. Bei abweichender Reaktion wird zunächst nur das Ausreifen schlechter, während die Menge der Perithecien wenig abnimmt.

5. Wenn Feuchtigkeit, Temperatur, Reaktion günstig sind, spielt die Zusammensetzung des Substrates keine Rolle, es muß nur den allgemeinen Anforderungen des A. glaucus genügen.

6. Anreicherung der Perithecien gelingt nicht.

7. Die Perithecienbildung erfolgt bei allen Stämmen homothallisch.

8. Isolierte junge Asci wachsen zu einem Myzel aus, das in seinem weiteren Verhalten einem gewöhnlichen glaucus-Myzel gleicht.

A. nidulans (Eidam) Winter.

1. Von den vier untersuchten Stämmen bildeten drei regelmäßig Perithecien.

2. Die Perithecien fallen durch ihre eigenartige lockere mehrschichtige Umhüllung aus stark verdickten Zellen auf, deren Vorhandensein in keiner Beziehung zur Kontinuität oder Diskontinuität der Perithecienentwicklung steht.

3. Isolierte Hüllzellen wachsen zu einem Myzel aus, das in seiner Perithecien- und Konidienbildung völlig dem Ausgangsmyzel gleicht.

4. Die normale Entwicklung der Perithecien verlief überall kontinuierlich; sie wird beschleunigt durch geringen Nährstoffgehalt des Substrates und durch hohe Temperatur.

5. Die Menge der Perithecien nahm bei Stamm III und IV mit steigender Temperatur zu, nur bei Stamm II war sie bei 18 und 25° C größer als bei 35°.

6. Die optimale Reaktion liegt für alle Stämme etwa bei $p_H = 4{,}6—5{,}9$.

7. Unter ungünstigen Bedingungen ist die Reife der Asci verzögert. Schließlich entstehen an Stelle von Perithecien nur noch Haufen von Hüllzellen.

8. Die Feuchtigkeitsgrenzen sind enger als bei A. glaucus. So entstanden z. B. Perithecien nicht mehr unterhalb 96,7% rel. Dampfspannung; die Bildung der Hüllzellen reichte dagegen von etwa 100% bis 89,9% (Stamm III).

9. Steigender Nährstoffgehalt des Substrates erhöht die Perithecienzahl und verzögert die Reife.

10. Wie bei A. glaucus hat die Zusammensetzung des Substrates keinen wesentlichen Einfluß auf die Perithecienbildung.

11. Die Perithecien entstehen homothallisch.

12. Eine Anreicherung der Perithecien ist nicht möglich.

13. In Würzetröpfchen isolierte junge Asci sterben ab.

A. ochraceus Wilhelm.

1. Sämtliche fünf Stämme bildeten auch in Einkonidienkultur Sklerotien, bei I—III treten sie in der von Wilhelm beschriebenen Weise auf, bei IV und V herrschen sie vor.

2. Durch getrenntes Abimpfen lassen sich die Sklerotien bei den Stämmen I—III anreichern. In extremen Fällen ist die Oberfläche des Substrates mit einer Sklerotienkruste bedeckt.

3. Die Anreicherung ist stabil. Auch auf Substraten, die sonst für die Sklerotienbildung wenig geeignet sind, behalten die Sklerotienkulturen ihren Charakter fast unverändert bei. Erst auf einigen synthetischen Substraten erfolgt eine Abschwächung in Richtung auf die Ausgangskultur.

4. Die Sklerotienbildung ist bei 18 und 25° wesentlich besser als bei 35°.

5. Die stark angereicherten c-Formen bilden noch bei 86,4% relativer Dampfspannung Sklerotien. Die Grenzen für die Sklerotienbildung scheinen bei ihnen weiter zu sein als bei den Ausgangskulturen.

6. Der Einfluß der Reaktion ist gering, ein schwaches Optimum liegt für alle Kulturen etwa bei $p_H = 5 - 5{,}9$.

A. niger van Tieghem.

1. Die ersten Sklerotien wurden bei Stamm III auf Eichenrinde + Würze bei 37° C beobachtet.

2. Extrahierte Eichenrinde ist unwirksam.

3. Die Würze läßt sich durch andere Nährstoffe ersetzen.

4. Die Sklerotien entstehen nur bei Temperaturen um 35° C.

5. Unter 10 Einkonidienkulturen des Stammes III war nur eine, die reichlich Sklerotien bildete. Sie wurde zu den weiteren Versuchen benutzt.

6. Auch bei dieser Kultur wird durch Gerbstoffzusatz zum Substrat die Sklerotienbildung wesentlich gefördert.

7. Wenn für gleichbleibende Feuchtigkeit gesorgt wird, nimmt die Sklerotienzahl mit steigendem Nährstoffgehalt des Substrates zu.

8. Läßt man verschiedene Feuchtigkeitsgrade einwirken, so ist bei annähernd 100% relativer Dampfspannung die Sklerotienmenge am größten, und schon bei 96,7% nimmt sie stark ab.

9. Der Sauerstoffgehalt der Luft hat keine wesentliche Bedeutung.

10. Der Einfluß der Reaktion ist gering. Ein schwach ausgeprägtes Optimum liegt bei $p_H = 4 - 5{,}9$.

11. Synthetische Substrate bleiben selbst in günstigen Fällen hinter Eichenrinde + Würze in ihrer Wirkung zurück.

12. Durch Zusatz von Gerbstoffkomponenten zum Substrat läßt sich die typische Gerbstoffsteigerung nicht erreichen.

13. Eine Analyse der Gerbstoffwirkung gelingt nur auf physikalisch-chemischem Wege.

14. Die Steigerung der Sklerotienzahl läßt sich außer durch Gerbstoffe auch durch Zusatz von anderen eiweißfällenden Substanzen oder von Saponinen zur Nährlösung erreichen.

15. Die Änderung der Permeabilität spielt dabei offenbar keine große Rolle. Es ist noch unbekannt, ob die Beeinflussung auf anderen Wegen durch Gerbung, Fällung oder Bindung wichtiger Plasmabestandteile erfolgt, oder ob irgendwelche Nebenwirkungen für die Steigerung der Sklerotienmenge verantwortlich sind.

16. Die Anreicherung der Sklerotien ist nur auf besonders günstigen Substraten möglich, sie ist jedoch auch dann labil und geht sofort verloren, wenn sich die Zusammensetzung des Substrates ändert.

17. Die Stämme I und II haben unter den für III günstigen Bedingungen bis jetzt keine Sklerotien gebildet.

18. Die Stämme V, VI, VII bilden schon auf reinem Würzeagar Sklerotien, deren Menge bei VII durch Sapotoxin gesteigert wird. Die Stämme V und VI reagieren auf eiweißfällende Mittel, jedoch weniger ausgeprägt als III. Das Verhalten von VII wurde noch nicht geprüft.

19. Aus den Stämmen III und VII ließen sich Einkonidienkulturen isolieren, die im Keimungsverlauf, in Sklerotien-, Luftmyzel- und Konidienbildung starke Unterschiede aufweisen.

20. Saponine, Gerbstoffe, Schwermetallsalze blieben wirkungslos bei A. glaucus, nidulans, candidus, oryzae, ochraceus und Wentii.

Die Veröffentlichung der Literaturliste wird in einem späteren Teil erfolgen.

Botanische Abteilung der Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt
Augustenberg b. Karlsruhe.

Eingegangene Literatur.

1) K. Dinter, Sukkulentenforschung in Südwest-Afrika, II. Teil; Rm. 5.50.
2) Memorias do instituto Oswaldo. Cruz. Ann. 1928, T. XXI, Fasc. 1. Rio 1928.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.